ISSN 0181-0642

# BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

## SECTION C

## sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 1 1979 N° 4

*Décembre 1979*

# BULLETIN
# du
# MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris


---



---

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie — C : Sciences de la Terre, géologie et paléontologie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéro par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.


S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1979

Abonnement général : 640 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.
Section B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie : 100 F.
Section C : Sciences de la Terre, géologie et paléontologie : 310 F.

*BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE*
4e série, **1**, 1979, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie, n° 4).

## SOMMAIRE

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4e sér., **1**, 1979,
section C, n° 4 : 287-313.

# Gastrochaenidae endobiotes d'Échinides cénozoïques (*Clypeaster* et autres). Nouvelle classification de ces Bivalves

par Suzanne Freneix et Jean Roman *

**Résumé.** — L'existence de Gastrochaenidae perforant des Échinides est signalée pour la première fois. Ceux-ci appartiennent à plus de 25 espèces des genres *Clypeaster, Echinolampas* et *Echinanthus*, d'âge éocène à holocène et provenant de nombreuses localités (de la Bretagne à la mer Rouge). Trois espèces de Gastrochaenidae, appartenant à deux genres différents, sont décrites chez trois formes de *Clypeaster* d'origines diverses. Une nouvelle classification de *Gastrochaena* et des taxons voisins est proposée. Trois genres sont distingués. *G. cuneiformis* Spengler, de l'Indo-Pacifique, étant l'espèce-type de *Gastrochaena, Lamychaena* Freneix nov. subgen., est créé pour *G. cuneiformis* non Spengler, des Antilles.

**Abstract.** — The occurrence of Gastrochaenidae that perforate Echinoids is reported for the first time. These belong to more than 25 species of the genera *Clypeaster, Echinolampas* and *Echinanthus*, from Eocene to Holocene age and from many areas (from Brittany to the Red Sea). Three species of Gastrochaenidae, belonging to two different genera, are described from three species of *Clypeaster* of various origins. A new classification of *Gastrochaena* and the related taxa is proposed. Three genera are distinguished. *G. cuneiformis* Spengler from the Indo-Pacific region is the type-species of *Gastrochaena* and *Lamychaena* Freneix nov. subgen. is established for *G. cuneiformis* non Spengler from the West Indies.

---

## Introduction

Un *Clypeaster* porteur de galles attribuées à des vers Myzostomes avait été décrit en 1952 (J. R.). Deux autres spécimens affectés du même type de « parasitisme » ont été décrits ultérieurement (J. R., 1953). Cependant, en 1960 (J. R. : 80), il était suggéré que ces prétendues galles pourraient être dues à des Bivalves perforants. Depuis lors, l'étude de nouveaux matériaux a permis, non seulement de confirmer cette hypothèse, mais aussi d'identifier des représentants de Gastrochaenidae appartenant respectivement aux genres *Gastrochaena* et *Cucurbitula* (J. R. et S. F., 1979 : 406, et fig.-texte).

L'identification qui en a été faite repose sur diverses données : la forme en « huit » des perforations à la surface du test des *Clypeaster*, la forme en bouteille des terriers habituellement construits par des Gastrochènes, enfin la découverte d'une empreinte de coquille de *Gastrochaena* dans l'une de ces chambres d'habitation.

Deux sortes de tubes coquilliers ont été observées : les plus fréquents, en forme de bouteilles lisses, sont sécrétés par le genre *Gastrochaena* tandis qu'un spécimen, composé de cupules emboîtées, est édifié par *Cucurbitula cymbium* (Spengler).

* *LA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

Les taxons *Gastrochaena* et *Cucurbitula* ont été interprétés dans la littérature selon des acceptions diverses. Il apparait donc essentiel de rappeler les caractères principaux des Gastrochaenidae et des subdivisions génériques et sous-génériques qui ont été proposées, afin de justifier le classement adopté au cours de cette étude.

## I. CARACTÈRES DE LA FAMILLE DES GASTROCHAENIDAE Gray, 1840 (Ordre des Myoida Stoliczka, 1870 ; superfamille des Gastrochaenacea Gray, 1840)

### Généralités

Les Gastrochaenidae forment un groupe de Bivalves perforants très spécialisés. Connus pour perforer des roches, des coraux ou des coquilles vides par des moyens à la fois chimiques et mécaniques, ils construisent une loge calcaire d'habitation qui généralement adhère au substrat, en ce qui concerne les genres *Spengleria*, *Gastrochaena*, *Cucurbitula* ; la loge peut être complètement libre chez les espèces arénicoles du genre *Eufistulana*.

On rencontre surtout des espèces qui perforent des galets, des récifs coralliens ou des tests épais. Elles tapissent la cavité qu'elles creusent d'un revêtement calcaire et, dans ce cas, leur loge se trouve complètement à l'intérieur du substrat. Toutefois, elles puisent leur nourriture à l'extérieur par les siphons : leur habitat est mésolithe, selon la terminologie préconisée par L. Laubier (1967 : 196). Certaines sont capables de compléter leur tube coquillier, hors du substrat foré, lorsqu'elles en traversent l'épaisseur comme les représentants du genre et sous-genre *Gastrochaena* (*Rocellaria*). D'autres, du genre *Cucurbitula*, adaptées à forer des substrats minces, très souvent des coquilles mortes, fixent leur loge à la face inverse du test traversé. Certains auteurs pensent que cette faculté qu'ont les Gastrochènes de compléter leur loge d'habitation n'est qu'accidentelle. D'autres au contraire admettent que les espèces capables de se libérer de leur substrat ont acquis un degré plus élevé d'adaptation et d'évolution que celles qui ne sont capables que de sécréter un revêtement de cavité (J. G. Carter, 1976). Alors qu'il est reconnu que *Eufistulana* Eames, 1951, dont le tube n'est pas adhérent, constitue un genre indépendant, nous trouvons deux tendances concernant la classification de *Cucurbitula* Gould : 1) sa mise en synonymie avec le genre *Gastrochaena* admise par certains auteurs : A. Myra Keen (1969), A. A. Olsson (1961) ; 2) sa séparation, soit à un niveau sous-générique, mais peu explicité (J. G. Carter, 1976), soit à un niveau générique (F. Nordsieck, 1969).

### Terrier ou loge d'habitation

La loge d'habitation comprend deux parties : 1) la chambre coquillière (ou tube coquillier) occupée par la coquille elle-même, généralement en forme de gourde ou de sac, plus ou moins régulière ; elle peut être unie ou mamelonnée et étagée et plus ou moins agglutinante ; 2) le tube siphonal occupé par les siphons et formant un goulot plus ou moins long situé dans le prolongement du tube coquillier. Le tube siphonal s'ouvre à la surface du substrat par une ouverture, généralement en forme de 8 ou d'haltère. En effet, les siphons inhalant et exhalant sont le plus souvent soudés sur toute leur longueur. Le tube sécrété

autour d'eux est bicaréné à l'intérieur ; les carènes correspondent aux zones externes d'accolement des siphons. Chez certaines espèces, comme *Gastrochaena cuneiformis* Spengler de l'Indo-Pacifique, les siphons se séparent l'un de l'autre à une courte distance de leurs extrémités et débouchent à l'extérieur par deux orifices arrondis distincts, mais voisins. Chez *Spengleria retzii* (Deshayes), les siphons divergent dès leur base, les ouvertures sont circulaires à la surface du substrat et largement distantes (G. N. Soliman, 1973 ; 317, fig. 2).

### Coquille

La coquille est libre à l'intérieur de sa loge, de taille petite à moyenne, équivalve, inéquilatérale, modioliforme, largement bâillante le long du bord ventral, à tel point que les valves n'entrent en contact que le long du bord dorsal ligamentaire et aux extrémités. Le ligament s'insère le long d'une rainure linéaire sur un plateau nymphal étroit. La charnière, dépourvue de dents, présente parfois certains épaississements. Quelques espèces, en effet, possèdent une plaque myophore courte ou bien qui peut s'étendre dans la cavité umbonale.

Les muscles adducteurs sont très inégaux, l'antérieur étant de taille réduite par rapport au postérieur ; les muscles pédieux, très développés, ont des zones d'attache différentes selon les genres (J. G. Carter, 1976). Le sinus palléal est profond, à branche ventrale indépendante ou plus ou moins coalescente avec la ligne palléale. Les lobes du manteau sont fusionnés ventralement, excepté le long de l'ouverture pédieuse. Le pied joue un rôle important lors du forage, celui de ventouse en particulier. Il s'ancre antéro-ventralement par succion au mur de la loge et maintient la coquille dans une certaine position. Il peut exister un byssus à des stades juvéniles.

### Processus de forage, construction du terrier

Toute dépression à la surface du substrat est utilisée comme point de fixation par le jeune *Gastrochaena* ; il en agrandit l'excavation et sécrète les murs de la loge qui contient la coquille et les siphons ; il perfore par la région antéro-ventrale du manteau et de la coquille, à la suite de mouvements d'ouverture et de fermeture des valves et de balancement en arrière et en avant du pied. En même temps que le substrat, la coquille est érodée. Les crochets sont souvent abrasés et la région antéro-ventrale des valves porte des traces distinctes d'usure et de régénération. Les lignes de croissance, irrégulières, montrent qu'elles ont été amincies, tronquées et remplacées immédiatement par une ligne suivante, selon les rythmes d'abrasion et de renouvellement du test (J. G. Carter, 1976). L'activité mécanique se double d'une action de dissolution chimique. La loge d'habitation ne peut s'agrandir que par résorptions et sécrétions nouvelles. L'adaptation des Gastrochaenidae à cet habitat cavicole n'a été réalisée, selon J. G. Carter, que grâce à leurs siphons capables de grandes extension et rétraction, grâce aussi à l'épithélium de leur manteau. Celui-ci est capable de sécréter autour de la coquille et autour des siphons, soit un revêtement, soit un mur épais, calcaire, constitué d'aragonite prismatique.

## II. CLASSEMENT DES GASTROCHAENIDAE

Dans le « Treatise on Invertebrate Paleontology » (1969), les critères de différenciation des genres et sous-genres, utilisés par A. M. Keen, ont trait à la loge d'habitation, à la forme et à l'ornementation de la coquille. Dans le cas où l'on admet des subdivisions plus fines que celles du Traité, il est nécessaire de faire appel à d'autres critères, tels que ceux de la musculature et des insertions musculaires, et ceux de certains épaississements de la charnière. Nous avons introduit aussi quelques caractères du sinus palléal. Avant tout, un sujet primordial doit être abordé, celui de l'espèce-type sur laquelle le genre *Gastrochaena* a été fondé, car tous les auteurs ne se réfèrent pas en fait à la même espèce.

### 1. L'espèce-type du genre *Gastrochaena*

Dans la littérature, même récente, on peut trouver deux espèces-types différentes du genre *Gastrochaena* Spengler, 1783, citées sous le même nom : *G. cuneiformis*. E. Lamy (1925) avait pourtant mis en évidence la confusion qui s'était instaurée entre les deux espèces depuis Lamarck (1818) ; cependant cette confusion s'est perpétuée jusqu'à nos jours. Il s'agit, d'une part, d'une espèce américaine décrite des Indes occidentales, soit des Antilles : *G. hians* Gmelin, 1791, et d'autre part, d'une espèce indo-pacifique qui est la véritable *G. cuneiformis* Spengler, 1783, dont le type décrit par Spengler provenait de l'île Nicobar dans l'océan Indien. Les deux espèces se distinguent facilement, par la taille, par la forme et par de multiples caractères internes. Il y a, en particulier, chez *G. hians* une plaque myophore que ne possède pas *G. cuneiformis*.

Spengler n'avait pas désigné d'espèce-type, mais cité trois espèces : *G. mumia*, *G. cuneiformis*, *G. cymbium*. Cuvier (1817) avait restreint le genre à deux groupes d'espèces : l'un comprenant les espèces dont le sommet est proche de l'extrémité antérieure (*Pholas hians* Chemnitz) et l'autre représenté par des espèces à crochet plus proche du milieu (correspondant à *G. dubia* Pennant). Cependant, la désignation formelle la plus ancienne remonte à Children (1822) qui indiquait comme type de *Gastrochaena* : « *Gastrochaena cuneiformis*. *Pholas hians* Chemnitz ». Or, Chemnitz avait écrit lui-même qu'il avait donné à *G. cuneiformis* Spengler l'appellation erronée de *G. hians* (Lamy, 1925 : 299, 303 ; Eames, 1951 : 445). De nombreux auteurs, dont Bucquoy, Dollfus et Dautzenberg (1896), ont adopté comme espèce-type de *Gastrochaena* l'espèce des Antilles, *G. cuneiformis* (*non* Spengler = *G. hians*). Les répercussions de cette confusion sont multiples et nous examinerons quelques conceptions du genre *Gastrochaena* antérieures à celle que nous proposons dans ce travail.

### 2. Conceptions diverses du genre *Gastrochaena* et des taxons voisins

A. A. Olsson (1961) admet le genre *Gastrochaena* au sens de Bucquoy, Dollfus et Dautzenberg (1896) avec comme espèce-type *G. hians* et deux sous-genres : *Gastrochaena* s.s., caractérisé par un bord cardinal épaissi portant une lame myophore interne, et *Rocellaria* Blainville, 1828 (espèce-type : *G. dubia* Pennant, 1777, vivant en Atlantique

et en Méditerranée), dont le bord cardinal n'est pas épaissi et n'aurait pas, selon OLSSON, de lamelle myophore. Pour OLSSON, le taxon *Cucurbitula* Gould, 1861, entre dans la synonymie de *Gastrochaena*, tandis que *Spengleria* Tryon, 1862, représente un genre distinct.

A. M. KEEN (1969) admet bien *Gastrochaena* dans son sens originel, avec comme espèce-type *G. cuneiformis* Spengler, 1783, de l'océan Indien. Elle cite dans sa synonymie *Rocellaria* Blainville et *Cucurbitula* Gould et elle considère *Spengleria* comme un sous-genre de *Gastrochaena*. Plus récemment, H. E. VOKES (1976) admet aussi *Spengleria* comme sous-genre de *Gastrochaena*.

F. NORDSIECK (1969) traite de deux genres : *Rocellaria* Blainville, en citant comme espèce-type *G. cuneiformis* Spengler, et *Cucurbitula* Gould, 1801, avec comme type *lagenula* Lamarck.

R. T. ABBOTT (1974) suit la classification d'OLSSON, tout en précisant que *G. hians* a été confondue par erreur avec *G. cuneiformis*, mais de façon contradictoire cet auteur rapporte *G. hians* au sous-genre *Rocellaria*, dont il précise que le bord dorsal n'est pas épaissi et ne porte pas de lame interne myophore.

J. G. CARTER (1976) montre que *Spengleria* doit prendre rang de genre indépendant de *Gastrochaena*, dont il est éloigné non seulement par la forme et l'ornementation, mais aussi par toute une série de caractères importants : une musculature particulière (rétracteurs pédieux passant autour de la masse viscérale et non au travers, présence d'un élévateur pédieux...), siphons complètement séparés, calcifications périostracales épineuses utilisées lors du forage des substrats et conservées dans le test... J. G. CARTER estime, par ailleurs, que les différences entre *G. cuneiformis* Spengler et *G. hians* justifient une séparation d'ordre sous-générique. Toutefois, cet auteur attribue *G. hians* Gmelin à *Gastrochaena* s.s., sans donner de précision sur l'espèce-type de *Gastrochaena*, en suivant en cela probablement ses prédécesseurs, tels que A. A. OLSSON ou R. T. ABBOTT (1974).

Nous serons donc amenée (S. F.) à proposer le nouveau nom, ou nouveau sous-genre, *Lamychaena* pour les espèces pourvues d'une longue plaque myophore (*cf.* pages suivantes).

### 3. Nouvelle classification proposée

Devant les nombreuses divergences rencontrées, nous proposons une nouvelle classification, en indiquant les diagnoses des taxons envisagés qui sont fondées sur leurs principales caractéristiques. Ces caractères diagnostiques ont été observés sur des spécimens actuels conservés soit au Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et de Malacologie, soit à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

## Genre **Spengleria** Tryon, 1862

Espèce-type par désignation subséquente de STOLICZKA, 1871 : *Gastrochaena mytiloides* Lmk, Indes orientales.

DIAGNOSE. — Forme trapézoïdale transverse ; ornementation non uniforme : présence d'une aire postérieure surélevée, isolée de chaque côté par un sillon diagonal et fortement ornée verticalement ; crochets moins antérieurs que chez *Gastrochaena*. Perfore les Polypiers.

DISTRIBUTION. — Jurassique — Actuel : Europe, Amérique.

REMARQUE. — *Spengleria* admet deux sous-genres : *Spengleria* s.s., dont la répartition s'étend du Paléocène à l'Actuel, et *Gastrochaenopsis* Chavan, 1952 (espèce-type : *G. unicostata* Deslongchamps, 1838), qui se distingue de *Spengleria* s.s. par une aire dorsale lisse beaucoup plus large. Les caractères internes de *Gastrochaenopsis* n'ont pas pu être observés. Ce sous-genre n'est connu que du Jurassique supérieur d'Europe.

## Genre **Gastrochaena** Spengler, 1783

Espèce-type, par désignation subséquente de CHILDREN, 1822 : *G. cuneiformis* Spengler, 1783, Actuel de l'océan Indien.

DIAGNOSE. — Forme oblongue, modioliforme, à crochets proches de l'extrémité antérieure, à ornementation uniforme, réduite aux lignes et stries de croissance.

DISTRIBUTION. — Jurassique — Actuel, circumtropical.

*Gastrochaena* admet trois sous-genres :

### Sous-genre *Gastrochaena* s.s.

DIAGNOSE. — Charnière dépourvue de plaque myophore ; sinus palléal à extrémité anguleuse et branche ventrale non coalescente avec la ligne palléale. Tube coquillier endolithe, principalement dans les polypiers.

DISTRIBUTION. — Jurassique ? — Actuel, circumtropical.

CARACTÈRES PRINCIPAUX. — Chez *Gastrochaena (Gastrochaena) cuneiformis* Spengler, 1783 (= *G. (G.) gigantea* Deshayes ; synonymie *in* LAMY, 1925 : 295), on peut observer (fig. 1) : les caractères externes (A) et internes (B) de la coquille, plus particulièrement sa forme elliptique, ses fines lamelles concentriques de croissance, la forme du sinus palléal et la charnière (C) qui est dépourvue d'épaississement myophore.

PROVENANCE. — Actuel de la Nouvelle-Calédonie. Collection G. LECOINTRE, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

### Sous-genre *Lamychaena* Frencix, nouveau sous-genre

DERIVATIO NOMINIS : de Lamy et *Chaena* ; dédié à E. LAMY pour ses nombreux travaux sur le genre *Gastrochaena* Spengler, 1783 (syn. *Chaena* Retzius, 1788).

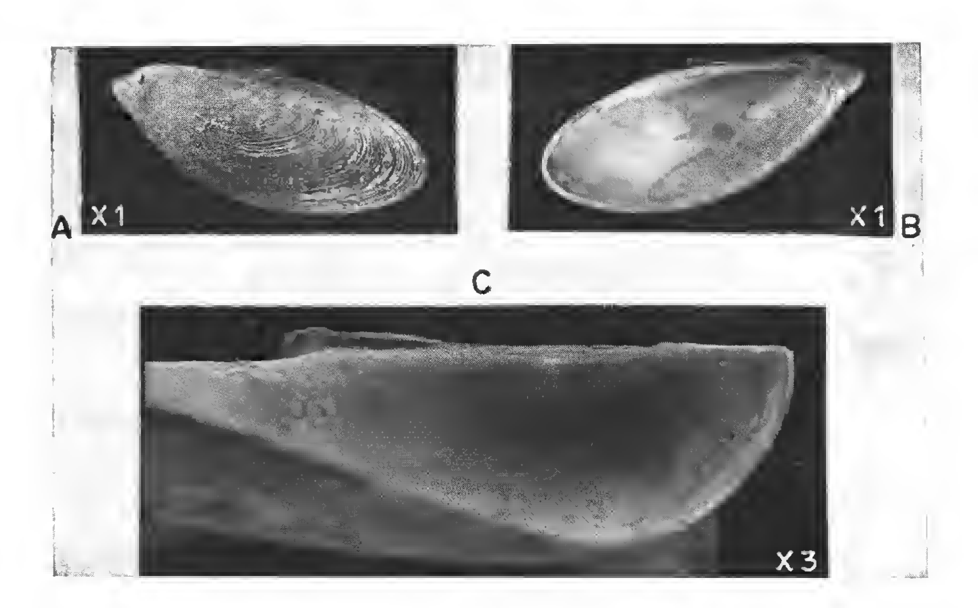



Fig. 1. — *Gastrochaena* (*Gastrochaena*) *cuneiformis* Spengler, 1783. (Cliché D. Serrette. N. B. : Les empreintes musculaires palléales et des adducteurs ont été parfois soulignées au crayon par M^lle J. Chapart.)

Espèce-type. — *Gastrochaena hians* (Gmelin, 1791) : Actuel des Antilles.

Diagnose. — Charnière avec une plaque myophore s'étendant au-dessous de la région ligamentaire et jusque dans la cavité umbonale : sinus palléal à extrémité large, obliquement tronquée, et branche ventrale non coalescente avec la ligne palléale. Tube coquillier endolithe.

Distribution. — Actuel de la côte américaine du Pacifique (de la Californie à l'Équateur) et de l'Atlantique (de la Caroline du Nord aux Abrolhos [Amérique du Sud], Antilles, Bermudes).

Caractères principaux. — Chez *Gastrochaena (Lamychaena) hians* (Gmelin, 1791) (synonymie *in* Lamy, 1925 : 302 ; Fischer-Piette, 1974 : 252), on peut observer (fig. 2) : en vue externe (A), le galbe piriforme de la coquille dans la région postérieure : en vue interne (B, C), les insertions musculaires et la plaque myophore (D) dont l'extrémité libre s'engage dans la cavité umbonale. Cette plaque porte les traces d'insertion des muscles pédieux rétracteur et protracteur antérieurs. Les plages du test correspondantes ont un aspect brillant, dû à la nature prismatique aragonitique de l'hypostracum, plus accentué que celui de l'ostracum interne également aragonitique, mais à microstructure croisée complexe (décrite par J. G. Carter, 1976).

Provenance. — Actuel de la Guadeloupe. Collection M. d'Avrainville, 1872, Laboratoire de Malacologie, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

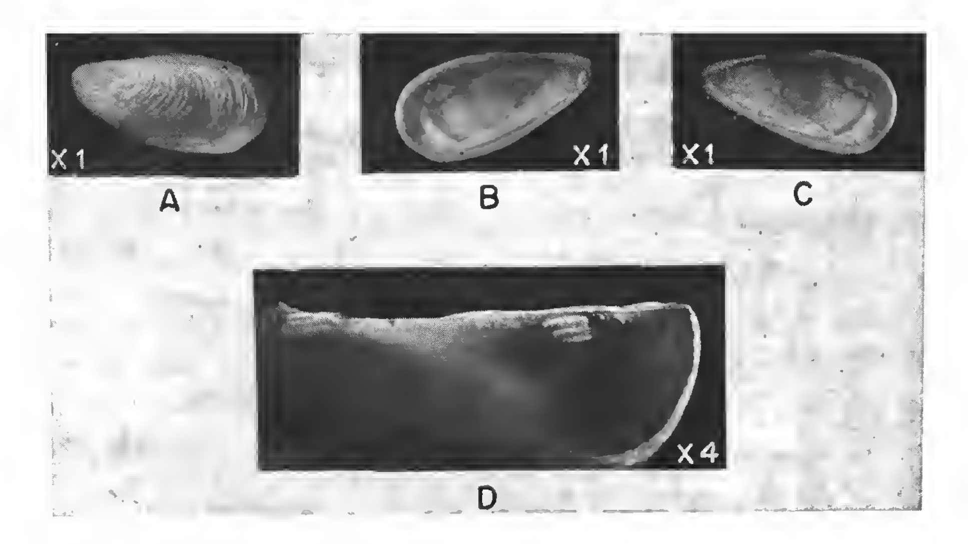



Fig. 2. — *Gastrochaena* (*Lamychaena*) *hians* (Gmelin, 1791).
(Clichés D. Serrette. Voir N. B., fig. 1.)

### Sous-genre *Rocellaria* Blainville, 1828

Espèce-type (par monotypie). — *G. modiolina* Lamarck, 1818 (= *G. dubia* Pennant, 1777, Actuel d'Europe).

Diagnose. — Charnière avec une plaque myophore réduite, trigone, située sous la région umbonale et correspondant à un élargissement du bord cardinal épaissi ; sinus palléal à extrémité antérieure obtuse, tronquée, et branche ventrale coalescente postérieurement avec la ligne palléale. Tube coquillier endolithe ou exolithe (les *Rocellaria* sont capables de compléter leur tube coquillier lorsqu'ils traversent une paroi mince).

Distribution. — Paléogène — Actuel des domaines atlantique et méditerranéen, Europe, Afrique...

Caractères principaux. — Chez *Gastrochaena (Rocellaria) dubia* (Pennant, 1777) ayant creusé de nombreux terriers dans un galet, on peut observer (fig. 3) : un individu (A) en position de vie dans sa chambre coquillière tapissée d'un revêtement calcaire assez épais et suivie d'un tube siphonal assez long. Certains tubes dépassent la surface du galet de quelques millimètres. La forme de la coquille (B) est ovale, allongée transversalement, un peu plus étroite à l'extrémité postérieure. Sa surface porte des lignes de croissance et des plis irréguliers. A la face interne (C) : le sinus palléal, large et assez profond, ne se détache pas nettement de la ligne palléale dans sa région postéro-ventrale ; la ligne palléale est elle-même formée de plages irrégulières, parfois discontinues et doublées, à une distance assez grande, d'un alignement de larges ponctuations piriformes. Celles-ci s'étendent dans l'axe de la branche ventrale du sinus palléal jusqu'à la zone d'insertion du muscle adducteur

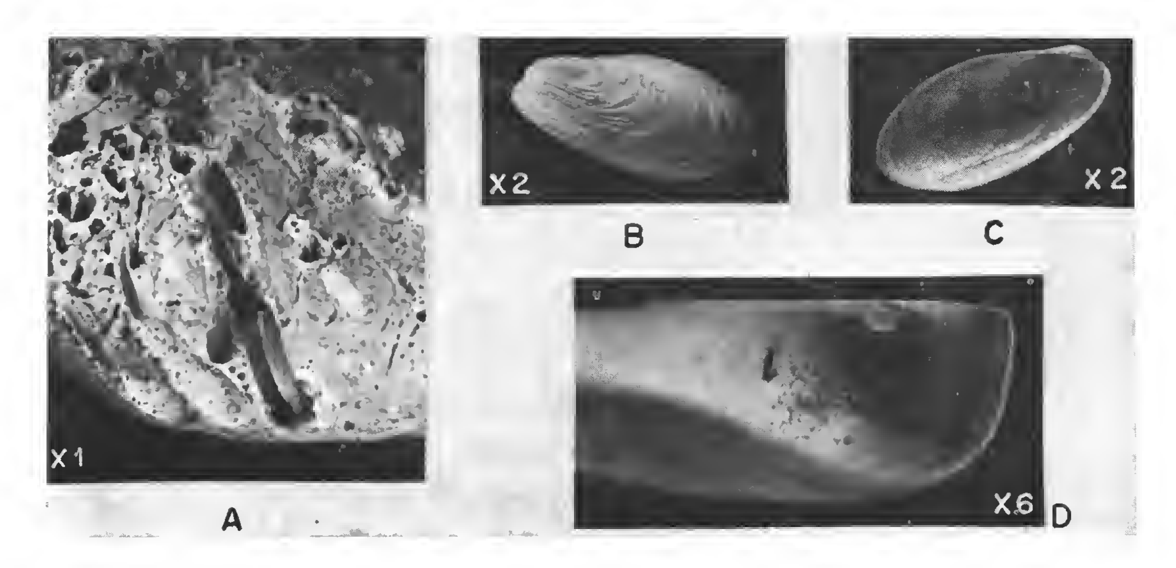



Fig. 3. — *Gastrochaena* (*Rocellaria*) *dubia* (Pennant, 1777).
(Clichés D. Serrette. Voir N. B., fig. 1.)

antérieur. La lame myophore (D) apparaît comme une petite cuvette trigone, formée au bord ventral cardinal épaissi et à l'aplomb de la région umbonale ; elle fait une petite saillie dans la cavité de la valve.

Provenance. — Actuel de Toulon. Collection G. Lecointre, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Genre **Cucurbitula** Gould, 1861

Espèce-type (par monotypie). — *Fistulana lagenula* Lamarck, 1801 (= *Gastrochaena cymbium* Spengler, 1783 (synonymie : E. Lamy, 1925 : 307).

Diagnose. — Forme allongée, étroite, à bords dorsal et ventral parallèles, à crochet largement dépassé par la région antérieure, qui est développée en aile et terminée en pointe aiguë. Sinus palléal en pointe et branche ventrale entièrement coalescente avec la ligne palléale. Perfore des tests ou des substrats minces et construit un tube adhérent et extérieur au substrat ; tube coquillier exolithe de forme mamelonnée.

Distribution. — Actuel de l'océan Pacifique, de l'océan Indien, de la mer Rouge ; a pénétré récemment en Méditerranée par le canal de Suez et se trouve en Israël selon Parenzan (1976) ; Actuel de l'Atlantique occidental (Soldier Key, Floride), selon Carter (1976).

Caractères principaux. — Chez un spécimen de *Cucurbitula cymbium* (Spengler, 1783) (fig. 4), on peut observer les caractères suivants.

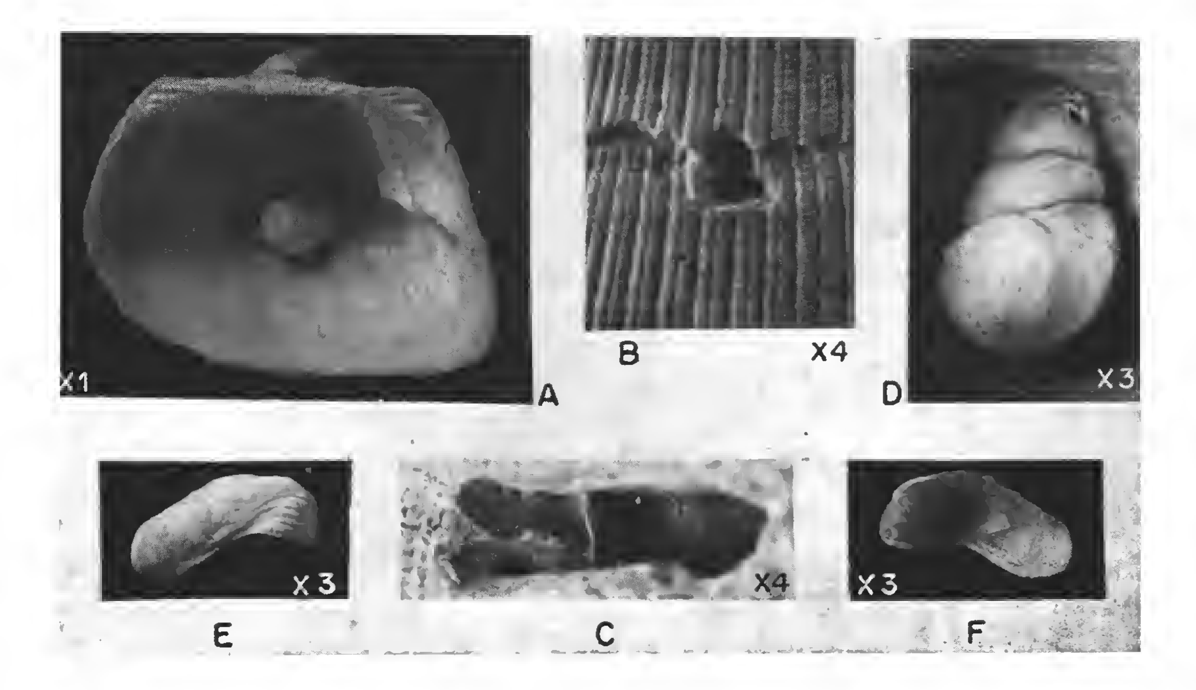



Fig. 4. — *Cucurbitula cymbium* (Spengler, 1783).
(Clichés D. Serrette. Voir N. B., fig. 1.)

La chambre coquillière (A) est adhérente à la face interne d'une valve gauche de l'Arcacea, *Cucullaea granosa* Jones. La pénétration du test s'est faite au niveau d'un arrêt de croissance de cette valve.

L'ouverture siphonale (B) est bien en 8 avec deux septa ; nous l'avons agrandie (C) afin d'extraire la coquille de *Cucurbitula cymbium* de sa chambre d'habitation. Le tube siphonal, court, est finement vermiculé concentriquement à la face interne. Un diaphragme en rétrécit le passage vers la loge ainsi que deux épaississements, appelés « baffles » par Carter (1976), en alternance avec la base des septa ou carènes internes. Diaphragme et baffles font obstacle à la pénétration des prédateurs.

Le tube coquillier (D) comporte 4 bandes emboîtées de largeur croissante, la dernière en forme de cupule ou de calotte. Ces bandes, contournées en hélice, ont un aspect torsadé ; elles représentent 4 stades successifs de cupules. L'intérieur du tube est lisse avec quelques bourrelets.

La taille de la coquille (E, F) est relativement petite par rapport à sa loge : diamètre antéro-postérieur, 8 mm ; diamètre dorso-ventral, 3,5 mm (dans la région postérieure), tandis que la loge a 12,8 mm de hauteur pour 6 mm de plus grande largeur, à la base (extrémité antérieure par laquelle la loge s'élargit à la suite de résorption et de sécrétion de carbonate de calcium).

La coquille est très arquée, avec une aile antérieure terminée en pointe, délimitée par

une dépression umbono-ventrale (E). Sa région médiane comporte 4 forts bourrelets ou arrêts de croissance auxquels correspondent sans doute les 4 stades de croissance de la loge.

Provenance. — Actuel de Karikal (sud-est de l'Inde). Collection G. Lecointre, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

## III. DESCRIPTION DE GASTROCHAENIDAE ENDOBIOTES DE *CLYPEASTER* DU NÉOGÈNE — HOLOCÈNE

### 1. **Gastrochaena** (**Rocellaria**) cf. **dubia** (Pennant, 1777)

perforant *Clypeaster* (*Oxyclypeina*) *reidii* Checchia-Rispoli, 1917 (*non* Wright, 1855)

(Pl. I, 1, 2 a-b, 3 ; pl. III, 1 a-b)

Synonymie abrégée de l'espèce (voir p. 294 et fig. 3) :

1777. *Mya dubia* Pennant : 82, pl. XLIV, fig. 19.
1818. *Gastrochaena modiolina* Lamarck : 447.
1857. *G. dubia* P. ; Wood : 292, pl. 30, fig. 11 a-d.
1870. *G. dubia* P. ; Hoernes : 5, pl. 1, fig. 4 a-d.
1896. *G. dubia* P. ; Bucquoy, Dollfus, Dautzenberg : 603, pl. LXXXV, fig. 36-40.
1901. *G. dubia* P. ; Sacco : 51, pl. 13, fig. 27-35 et var. : 52, pl. XIII, fig. 36.
1909. *G. dubia* P. ; Cossmann et Peyrot : 79, pl. II, fig. 41-42.
1925. *G. dubia* P. ; Lamy : 291.
1966. *G. dubia* P. ; Glibert et Poel : 22.
1966. *G. dubia* P. ; Tebble : 176, pl. 11, fig. 1.
1969. *Rocellaria dubia* P. ; Nordsieck : 151, pl. XXII, fig. 86.00.
1972. *G. dubia* P. ; Priolo : 67.
1976. *Rocellaria dubia* P. ; Parenzan : 377, fig. 354.
1978. *G. dubia* P. ; Poutiers : 474, fig. 190.

Matériel. — Un spécimen de *Clypeaster reidii* Checchia-Rispoli (*non* Wright) perforé (Roman et Freneix, 1979 : 406, fig.-texte).

Provenance. — Néogène, Langhien de Vadina, plaine orientale de Corse. Collection F. Orszag, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris ; citations *in* Orszag (1974 : 829 ; 1978 : 89, pl. 18, fig. 5).

Description

*Perforations du test du* Clypeaster : L'exemplaire de *Clypeaster* examiné (fig. 5 et pl. I, 1), qui provient d'un grès grossier à ciment calcaire, possède un test très usé. Ce dernier laisse cependant voir plus d'une cinquantaine de perforations en forme de 8, souvent irrégulières ; la plus grande mesure 7 mm de long sur 5 mm de large ; elles sont, avec une plus grande fréquence, localisées dans les zones porifères de l'Oursin et il n'est pas rare de les trouver groupées par 2, par 3 ou par 4. A l'intérieur de ces ouvertures siphonales, les

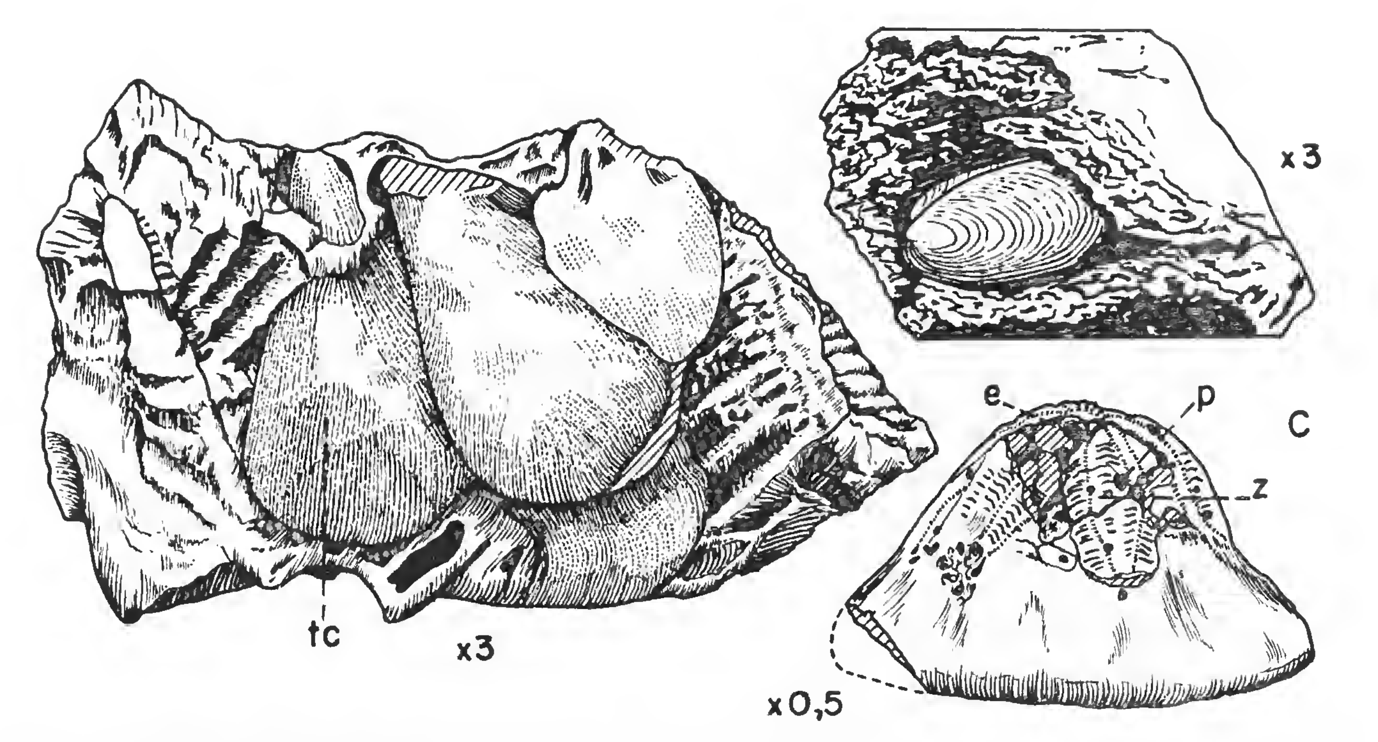



Fig. 5. — *Clypeaster* (*Oxyclypeina*) *reidii* Checchia-Rispoli, 1917 (*non* Wright, 1855) perforé par *Gastrochaena* (*Rocellaria*) cf. *dubia* (Pennant, 1777). Langhien de Corse.
p, perforation en 8 ; e, empreinte externe de coquille (voir pl. I, 2) ; z, zone externe prélevée (Vf sur la pl. I, 1 ; voir pl. I, 3). × 1. (Dessin J. Crapart.)

deux septa ou carènes longitudinales des tubes séparant les deux siphons sont visibles : l'un des siphons devait être plus développé que l'autre, car les ouvertures sont asymétriques.

*Chambres coquillières* : Une petite zone (z), détachée du test (fig. 5 et pl. I, 1 — marquée VI — et 3), montre à la face interne cinq chambres coquillières, piriformes, accolées presque les unes aux autres et insérées parmi les formations squelettiques de l'Oursin (fig. 5, te). Quatre d'entre elles sont orientées verticalement, la dernière est horizontale. Leurs dimensions oscillent entre 18 et 20 mm pour leur longueur et leur plus grande largeur est voisine de 10 mm à l'extrémité antérieure (où se trouvait logée l'extrémité antérieure de la coquille). Elles sont préservées en moules internes ; de ce fait, on ne peut observer de leur paroi qu'un vide entre la gangue gréseuse de remplissage de ces chambres et le test de l'Oursin, lorsque cette paroi formait un revêtement de la face interne de la thèque. Assez rarement, quelques vestiges de la paroi sous forme de moules internes sont observables, associés avec quelques empreintes externes de la coquille de *Gastrochaena* ou de petits moules de cette dernière. Il semble bien que les Gastrochaenidae, au cours de leur croissance, n'ont pu trouver place pour l'agrandissement de leur loge d'habitation qu'en abrasant les formations squelettiques du *Clypeaster*.

Il est très probable, par ailleurs, en raison de l'état de préservation comparable du *Clypeaster* et des tubes de *Gastrochaena*, que la fossilisation de la thèque et celle du perforant ont été pénécontemporaines et relèvent de la même taphocoenose.

*Coquille* : Les observations se rapportent à deux individus incomplets, l'un sous forme d'une contre-empreinte en élastomère prise à l'intérieur d'un fragment de tube coquillier (fig. 5, c et pl. I, 1, 2 a-b ; pl. III, 1 a-b), l'autre sous forme de moule interne extrait de la gangue gréseuse de remplissage d'un tube.

*Dimensions* (mm) : Moulage en élastomère (pl. I, 2 a-b ; pl. III, 1 a-b) : longueur, + 8 ; hauteur, 5,5. Moule interne (valves en connexion) : longueur, 7 ; hauteur, 4 ; convexité, 4.
(Longueur : diamètre antéro-postérieur : hauteur : plus grande dimension dorso-ventrale orthogonale à la précédente.)

Ces individus sont de petite taille, modioliformes, largement bâillants antéro-ventralement (pl. I, 2a). Les crochets, petits, antérieurs, ne sont pas terminaux. L'ornementation, uniquement concentrique, est composée, dans la région antéro-ventrale, de plis co-marginaux assez irréguliers, relativement épais, mais peu sinueux (pl. I, 2 b ; pl. III, 1 a-b). Bien que la striation concentrique soit incomplètement observable, on peut se rendre compte que les lignes et stries de croissance ne sont pas aussi fines et régulières que chez les représentants de *Gastrochaena* s.s. ; la forme de la coquille est également moins élargie postérieurement et moins régulièrement elliptique.

Discussion

Par rapport à *Gastrochaena* (*Rocellaria*) *dubia* typique, la forme des exemplaires examinés est plus courte et plus élargie dorso-ventralement ; la taille serait aussi plus petite s'il était certain que ces formes sont adultes. Mais, selon les données de la littérature, il semble que *G. dubia* fasse preuve d'une assez grande variation de taille, abstraction faite de l'âge : les dimensions indiquées pour la longueur oscillent entre 6-11 et 16-20 mm. Une

autre différence, plus appréciable, vient de la longueur du tube siphonal. Celle-ci est nettement inférieure chez la forme de Corse étudiée que chez *G. dubia* typique (fig. 3).

On doit exclure le rapprochement (J. R. et S. F., 1979) que nous avions tenté de faire avec *G. obesa* Fontannes, du Pliocène de la vallée du Rhône et d'Italie (*G. intermedia* Hoernes var. *obesa* Fontannes, 1882 : 5, pl. 1, fig. 5 : *G. obesa* Font., Glibert et Van de Poel, 1966 : 23). En effet, cette espèce et la forme voisine *G. lata* Dollfus et Dautzenberg appartiennent au taxon *Gastrochaena* s.s. Elles présentent les caractères différentiels d'ordre sous-générique, énoncés précédemment. Nous les avons reconnus sur deux spécimens de la collection étudiée par Fontannes, provenant du Pliocène de Saint-Ariès (Vaucluse), nº 58 962 et de Théziers (Gard). Il s'agit, en particulier, de l'absence de lame myophore, du sinus non coalescent et à pointe ascendante, des fines lamelles de croissance régulières. Nous y avons relevé la présence d'aspérités denticulaires sur le bord antéro-ventral de la coquille et, dans cette région, les lignes de croissance successives sont très finement denticulées sur leur bord distal.

Dans un tableau phylogénétique, Sacco (1901) avait judicieusement distingué les deux lignées : celle de *G. dubia* (donc de *Rocellaria*), dont l'origine remonterait à *G. simplex* Koenen de l'Oligocène, et celle de *G. gigantea* (= *G. cuneiformis* Spengler) regroupant *G. dufrenoyi* — *lata* D. D. — *G. intermedia* Hoernes (= *G. obesa* Fontannes), dont la souche est éocène. Cette dernière lignée, qui est celle de *Gastrochaena* s.s. possède une ascendance crétacée et jurassique, à notre avis.

Remarque. — Il est curieux de constater qu'aucune mention de *Gastrochaena dubia* perforant des *Clypeaster* n'a été faite jusqu'ici, alors que cette espèce a été signalée souvent comme envahissant des coquilles mortes de Bivalves : *Ostrea*, *Spondylus*, *Pinna*, *Venus verrucosa*, et des algues calcaires.

Distribution stratigraphique et géographique de *Gastrochaena* (*Rocellaria*) *dubia*. — L'espèce a été signalée depuis l'Aquitanien au Portugal, mais sa présence n'est certaine qu'à partir de l' « Helvétien » au sens classique du terme. Elle devient fréquente et plus répandue à partir du Pliocène. Nous n'indiquerons que ses principales citations : Helvétien du bassin d'Aquitaine, Miocène moyen du bassin de Vienne (en Paratéthys centrale), Pliocène (Scaldisien) des bassins nordiques d'Angleterre et de Belgique, du Langhien au Plaisancien — Astien d'Italie, Sicilien de Palerme, Tyrrhénien de Sardaigne. *G.* (*R.*) *dubia* vit actuellement sur la côte atlantique, depuis l'Angleterre jusqu'en Afrique du Sud (signalée au Maroc, aux Canaries, aux îles du Cap-Vert, à Sainte-Hélène) ; elle vit aussi dans la Méditerranée, l'Adriatique, la mer Noire. Infralittorale et circalittorale, sa répartition bathymétrique s'étendrait de — 2 m à — 180 m (Nordsieck, 1969).

## 2. **Gastrochaena** (**Rocellaria**) sp.

perforant *Clypeaster* (*Platyclypeina*) *melitensis* Michelin, 1861
(Pl. II, 1 a-b, 2, 3, 4)

1952. Galles de *Clypeaster melitensis* Michelin ; Roman : 3, fig. 1B, 2 A-C.

Matériel. — Un spécimen de *Clypeaster* (*P.*) *melitensis* occupé par 5 individus de *Gastrochaena*.

Provenance. — Néogène, Tortonien d'Ahermoumou, Moyen Atlas oriental (Maroc). Collection G. Colo. Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Description

Sous l'appellation de galles, les sacs coquilliers et les tubes siphonaux de cette *Gastrochaena* ont été déjà décrits en détail et étudiés en sections polies (J. R., 1952). Les particularités de l'invasion de ce *Clypeaster* résident dans le fait que cet Oursin est assez plat. Les zones de pénétration du perforant sont proches de l'apex et les tubes siphonaux, plus longs que chez l'espèce précédente, cheminent dans l'épaisseur du test. Ils sont responsables du soulèvement des plaques par endroits et de leur affaissement en d'autres (pl. II, 1 a-b).

Leur ouverture à la surface du test de l'Oursin est bien en forme de 8 (pl. II, 4), déterminée par deux sillons longitudinaux (empreintes des carènes internes siphonales). Ils présentent, en général, une constriction avant d'aboutir au sac coquillier.

L'état de conservation de ces loges est médiocre ; les cavités des siphons et celles des chambres sont le plus fréquemment des moules internes. La gangue qui les compose est la même que celle qui remplit la thèque de l'Oursin. Les parois ont été ou bien dissoutes plus ou moins complètement et remplacées par un vide, ou bien recristallisées.

Le sac coquillier adhère par une large surface à la face interne du test du *Clypeaster* et s'accroît vers la périphérie de la thèque, en suivant cette paroi et en complétant ce revêtement par un mur indépendant plus ou moins régulier. En effet le sac doit trouver place parmi les piliers centraux de l'Oursin. *Gastrochaena* en érode une partie par des moyens mécaniques et chimiques et incorpore des débris, des concrétions dans le mur de sa chambre. Observés en section, ces sacs semblent prendre appui sur le sommet des piliers ; en fait, leur forme est modelée au contact des piliers, ou bien ces derniers sont entamés par les sacs (pl. II, 1a, 3). L'un des sacs est vide en partie (pl. II, 2), mais comporte des concrétionnements secondaires ; il est accolé à un autre sac qui lui est parallèle.

*Dimensions.* — Les dimensions de ces sacs, l'épaisseur de leur paroi, la longueur du tube siphonal et les dimensions des ouvertures siphonales sont indiquées ci-dessous (en mm), la délimitation entre le sac coquillier et son tube étant prise au niveau de la constriction concentrique.

| | Sac coquillier | | | Tube siphonal | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | L | H | E | L | HO | | LO |
| Pl. II, 1a, b | 18 | 12 | 2-3 | 8 | 6 | | 4 |
| Pl. II, 2 | 17 | 20 | 4 | 15 | | 3 | |
| Pl. II, 3 | 22 | 11 | 1-2 | 8 | 5 | | 2 |
| | 22 | 8 | | 4 | 4,5 | | 2,5 |

(L : longueur ou plus grande dimension antéro-postérieure ; H : hauteur ou largeur maximale mesurée orthogonalement à la longueur ; E : épaisseur de la paroi ; HO et LO : hauteur et largeur de l'ouverture en 8.)

La coquille de ce *Gastrochaena* n'a pas été conservée.

### Attribution générique et discussion

Par comparaison avec *Gastrochaena* (*Rocellaria*) cf. *dubia* endobiote de *Clypeaster reidii* décrit précédemment, il ne fait aucun doute que l'habitant de *Clypeaster melitensis* est une espèce appartenant aux genre et sous-genre *Gastrochaena* (*Rocellaria*). Cependant, on ne peut affirmer que l'espèce est la même, puisque nous n'en possédons que les loges d'habitation. Remarquons que ces dernières ont une forme plus irrégulière, avec des tubes siphonaux plus développés, que chez *G.* (*R.*) cf. *dubia* du Langhien de Corse.

La forme des terriers est en liaison étroite avec l'espèce constructrice. A titre indicatif, *Gastrochaena* (*Rocellaria*) *conchyliophila* (Pallary 1900 : 411, pl. VIII, fig. 19), espèce actuelle méditerranéenne, dont la coquille ne dépasse pas 5 mm, est caractérisée par une région antérieure développée. Elle construit des terriers étroits, prolongés par de très longs tubes siphonaux striés concentriquement. C'est un perforant de très haute densité, pullulant dans le volume conquis, en général des coquilles mortes de *Glycymeris*, *Mytilus*, *Spondylus*, *Conus*, *Purpura* (Parenzan, 1976 : 378).

## 3. **Cucurbitula cymbium** (Spengler, 1783)

endobiote de *Clypeaster* (*Stolonoclypus*) *humilis* (Leske, 1778)
(Pl. III, 2 a-b)

Synonymie abrégée de l'espèce (voir p. 295-296 et fig. 4) :

1783. *Gastrochaena cymbium* Spengler : 180, pl. I, fig. 12-17.
1801. *Fistulana lagenula* Lamarck : 129.
1901. *Gastrochaena Deshayesi* Sturany : 273, pl. V, fig. 1-7.
1922. *Gastrochaena cymbium* Spengl. ; Lamy : 308.
1923. *Gastrochaena cymbium* Spengl. ; Lamy : 394.
1925. *Gastrochaena cymbium* Spengl. ; Lamy : 307.
1976. *Rocellaria cymbium* (Spengl.) ; Parenzan : 378, fig. 355.

Matériel. — Un spécimen de *Clypeaster humilis* (Leske), contenant un tube mamelonné de *Cucurbitula cymbium* adhérant à la mâchoire de l'Oursin.

Provenance. — Subfossile de la mer Rouge (?). Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

### Description

Le tube mesure 11 mm de longueur, 6 mm dans sa plus grande largeur à l'extrémité antérieure, 2,2 mm à l'extrémité siphonale. D'aspect torsadé, il est composé de quatre cupules emboîtées, formant des bandes de largeur croissante, qui sont comme enroulées en hélice. La dernière construite termine le tube en une large cupule. Très probablement, la région siphonale, qui est incomplète, devait être en partie adhérente et devait traverser le test de l'Oursin dans sa région supérieure qui n'a pas été conservée. Nous supposons qu'à partir d'un certain stade de croissance, le tube du perforant s'est trouvé en contact avec la

mâchoire du *Clypeaster*. Et, de la même façon que *Gastrochaena* développe son tube coquillier parmi les piliers centraux, *Cucurbitula* s'est solidement fixé aux lamelles de la mâchoire. Celles-ci, sans doute après avoir été abrasées sur leur bord, ont été enrobées dans la coque calcaire, en même temps que des matériaux avoisinants : grains de sable, graviers, Foraminifères.

Distribution et remarques

*Cucurbitula cymbium*, ainsi que nous l'avons indiqué dans les pages précédentes, est une espèce actuelle de l'Indo-Pacifique qui a gagné récemment la Méditerranée par le canal de Suez. Elle a été draguée par 27 à 37 m de profondeur au large d'Haïfa, selon P. Parenzan.

Ce perforant est mésolithe, mais le tube coquillier est généralement exolithe, fixé à la face interne, plus rarement à la face externe, des valves de coquilles de Pectinidae, Anomiidae, Glycymeridae, Arcidae, Cucullaeidae : seuls les siphons traversent le substrat. L'espèce est grégaire, les tubes sont souvent adhérents par grappes au même support.

Cette étude montre que *C. cymbium* trouve également une niche d'habitat propice dans les thèques de *Clypeaster*.

Il n'est pas impossible que ce perforant s'attaque également aux organismes vivants. Dans le cas précédemment étudié de *C. cymbium* perforant *Cucullaea granosa*, on peut observer des boursouflures de la couche interne du Bivalve, qui longent de part et d'autre le tube coquillier de *C. cymbium* (fig. 4). Il s'agit, très probablement, d'une réaction sécrétrice du manteau de l'hôte à la présence de ce « parasite ».

## IV. DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE DES ÉCHINIDES FOSSILES ET SUBFOSSILES PORTEURS DE GASTROCHAENIDAE

Il semble que l'on peut attribuer à des Gastrochaenidae la plupart des perforations en forme de 8 que l'on observe à la surface du test des *Clypeaster* et de certains autres Oursins. Toutefois, cette hypothèse demanderait à être vérifiée dans chaque cas par l'étude non seulement des loges d'habitation (tubes siphonaux et coquilliers), mais aussi, et principalement, par l'étude des coquilles de ces Gastrochaenidae présumés (dans la mesure du possible).

D'autres Bivalves perforants, en effet, creusent des terriers lagéniformes, qui peuvent s'ouvrir à l'extérieur par des orifices bilobés, en forme d'haltères, comme par exemple *Lithophaga*. Des différences sensibles permettent de distinguer les terriers de *Lithophaga* de ceux de *Gastrochaena*, ce sont entre autres chez *Lithophaga* : les régions siphonales dépourvues de septa, le revêtement interne des terriers absent ou incomplet, les galeries pouvant se recouper (C. M. Yonge, 1935 ; E. Fatton et J. Roger, 1968 ; K. H. Kleemann, 174).

A. — Clypéastéroïdes

**Miocène indéterminé** : Algérie, *C.* cf. *subconicus* Pomel.

**Burdigalien** : Corse (bassin de Bonifacio), *C. latirostris* var. *tourettensis* Lambert (figuré par J. Cottreau, 1913), *C. scillae* Desmoulins (coll. Lambert) ; sud-est de la France (?), *C. intermedius* Desmoulins ; Égypte, *C. subsinuatus* Gauthier *in* Fourtau.

**Langhien** : Corse (Vadina, plaine orientale), *C. reidii* Checchia-Rispoli (*non* Wright) (coll. F. Orszag).

**« Helvétien »** : Turquie (Karaman, Cilicie), *C. altus* (Klein) lato sensu, *C.* aff. *olisiponensis* Michelin, *C. lamberti* Lovisato (voir Roman, 1953), *C. zumoffeni* de Loriol (voir Roman, 1960 : 79-80, pl. III, fig. 4) ; Turquie (région d'Antioche), *C. campanulatus* (Schlotheim) latissimo sensu, notamment (coll. L. Dubertret) ; Algérie, *C. portentosus* Desmoulins (coll. Lambert).

**Badénien** : Roumanie (région d'Arad), *C. felmenesensis* Vadasz (d'après Vadasz, 1915 : 184, fig. 75).

**Tortonien** : Maroc (Ahermoumou, Moyen Atlas oriental), *C. melitensis* Michelin (voir Roman, 1952) ; Maroc (plaine de Guercif, dans le couloir sud-rifain), *C. portentosus* Desmoulins, notamment (coll. M. de Montjamont) ; Maroc (massif des Kebdana), *C. myriophyma* Pomel (coll. G. Suter) ; Espagne (provinces d'Alicante et de Murcie ; Montenat & Roman, 1970), *C.* aff. *portentosus pyramidalis* Michelin, *C. subacutus* Pomel.

**Messinien** : Maroc (bassin de Melilla), *C. reidii* Wright, notamment (coll. Choubert, Faure-Muret, Hottinger, Lecointre).

**Pliocène** : Tunisie (cap Bon), *C. aegyptiacus* Wright (coll. G. Lecointre).

**Époque actuelle** : mer Rouge (lieu indéterminé ; subfossile), *C. humilis* (Leske) ; mer Rouge (golfe de Suez), *C. reticulatus* (Linné) (coll. R. Ph. Dollfus ; dragage entre 27 et 29,50 m).

De ce qui précède, il résulte que les *Clypeaster* porteurs de Gastrochaenidae sont très répandus : ils appartiennent à des espèces diverses, d'âges et de gisements très variés, allant du Burdigalien à l'époque actuelle, et se rencontrent en beaucoup de régions du bassin méditerranéen. Il est probable que des recherches plus poussées amèneraient à en rencontrer partout où abonde le genre *Clypeaster*. Les espèces atteintes sont parfois des formes très aplaties, comme *C. subsinuatus*, ou moyennement aplaties, possédant une régios pétaloïde assez bombée, comme *C. melitensis* (section *Platyclypeina*). Plus souvent ce sondes formes élevées, parfois subconiques, dont la hauteur peut dépasser la moitié de la longueur, comme *C. portentosus* (section *Pliophyma*). Dans la plupart des cas, les Gastrotchaenidae sont installés dans la région pétaloïde de l'Oursin, région qui offre les plus granden facilités de pénétration, en raison de la présence des nombreux pores ambulacraires. De plus, en position de vie, elle se trouve orientée vers le haut et constitue le sommet du test. Même après la mort, cette position doit se rencontrer fréquemment, car elle correspond à la plus grande stabilité du *Clypeaster*. Dans le cas d'un enfouissement partiel, elle émerge au-dessus du sédiment.

La moindre fréquence des Gastrochaenidae chez les *Clypeaster* de forme aplatie, si elle se confirme, pourrait s'expliquer par le mode de vie de ceux-ci. En effet, il semble qu'ils

se tiennent généralement enfouis dans le sédiment, tandis que les *Clypeaster* de forme bombée resteraient à la surface du fond (Montenat & Roman, 1970, d'après Kier & Grant, 1965). Ces derniers seraient donc plus exposés à subir, après leur mort, l'attaque par les Gastrochaenidae.

B. — Cassiduloïdes

Les Gastrochaenidae habitant des thèques d'Oursins ne se rencontrent pas seulement chez les *Clypeaster* et pendant la période Néogène-époque actuelle. On en trouve dès l'Éocène chez des Cassiduloïdes : *Echinolampas* et *Echinanthus* des auteurs (= *Gitolampas*) qui, comme ceux-ci, possèdent souvent un test assez épais. Ils semblent s'installer de préférence à partir de la région pétaloïde, comme dans le cas des *Clypeaster*. Cependant ils paraissent moins fréquents. Principales provenances :

**Lutétien** : bassin de Paris, *Echinolampas calvimontana* (Klein) ; Gironde (Blaye), *E. blaviensis* Cotteau, *Echinanthus desmoulinsi* (Delbos).

**Bartonien** : Bordelais, *Echinolampas ovalis* (Bory) ; bassin de Vence (Alpes-Maritimes), *E. curtus* Agassiz.

**« Helvétien »** : Bretagne, *E. dinanensis* Tournouer ; Anjou, *E. lecointreae* Lambert.

## Conclusions

L'invasion des thèques de *Clypeaster* et de certains autres Oursins par des Gastrochaenidae n'avait pas été signalée jusqu'à maintenant et, pourtant, ce phénomène est fréquent. Dans l'état actuel des connaissances, on peut conclure, ainsi que le montre cette étude, que les espèces capables de s'installer dans ces Oursins ont atteint un stade suffisamment évolué pour construire leur loge dans un substrat hétérogène. Ces espèces ont la possibilité de se libérer partiellement ou complètement de ce dernier et, comme nous l'avons constaté, elles se rangent parmi les genres et sous-genres *Gastrochaena* (*Rocellaria*) et *Cucurbitula*.

**Remerciements**

Nous assurons de notre vive reconnaissance M. J. M. Gaillard, Sous-directeur au Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et de Malacologie, et ses collaborateurs, M[lle] A.-M. Testud et M. B. Métivier, qui nous ont réservé un excellent accueil et donné accès aux collections et à la bibliothèque. Nous adressons nos vifs remerciements à M. le Pr G. Demarcq, ainsi qu'à M. A. Prieur, Curateur, qui ont bien voulu nous confier des spécimens de *Gastrochaena obesa* faisant partie des Collections de l'Université Claude Bernard (Lyon). Nous ne saurions oublier M[me] F. Orszag, Maître-Assistante à l'Université de Paris-Sud (Orsay), qui nous a confié une partie du matériel étudié.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abbott, R. T., 1974. — American seashells. Van Nostrand Reinhold Company, Sec. edit. : 1-663, 6403 fig.

Bucquoy, E., Ph. Dautzenberg, et G. Dollfus, 1896. — Les Mollusques marins du Roussillon. T. II. Pélécypodes (24). J. B. Baillière & Fils, Paris.

Carter, J. G., 1976. — Ecology and evolution of the Gastrochaenacea (Mollusca, Bivalvia) with notes on the status of the Myoida. Yale University, Ph. D., 1976, Paleontology. Univ. Microfilms Internat., Ann. Arbor, Michigan, USA ; London, England, (1) : 1-220, 64 fig.

Carter, J. G., 1978. — Ecology and evolution of the Gastrochaenacea (Mollusca, Bivalvia) with notes on the evolution of the endolithic habitat. *Bull. Peabody Mus. nat. Hist.*, Yale University, **41** : 1-92, 67 fig. [1]

Chavan, A., 1952. — Les Pélécypodes des sables astartiens de Cordebugle (Calvados). *Mém. suisses Paléont.*, 69 : 1-132, pl. 1-4, 82 fig.

Cossmann, M., et A. Peyrot, 1909. — Conchologie néogénique de l'Aquitaine, 1 : Pelecypoda, Bordeaux (1) : 1-220, pl. 1-7.

Cottreau, J., 1913. — Les Échinides néogènes du Bassin méditerranéen. *Annls Inst. océanogr.*, Paris, **6** (3) : 1-193, 15 pl., 41 fig., 2 cartes dpl. h.t.

Cuvier, G. L., C. F. D., 1817. — Le règne animal. II, les Reptiles, les Poissons, les Mollusques et les Annélides, 18 ; 1-532.

Eames, F. E., 1951. — A contribution to the study of the Eocene in Western Pakistan and Western India. The description of the Lamellibranchia, etc. *Phil. Trans. R. Soc.*, sér. B, 235 (627), Biol. Sc. : 311-482, pl. 9-17.

Fatton, E., et J. Roger, 1968. — Les organismes perforants. *Trav. Lab. Paléont. Univ. Paris-Sud. Orsay* : 13-53.

Fischer-Piette, E., 1973. — Mollusques Lamellibranches (suite et fin) et Scaphopodes. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud. *Annls Inst. océanogr.*, Paris, **49** (10) : 231-262.

Fontannes, F., 1882. — Les Mollusques pliocènes de la vallée du Rhône et du Roussillon. Acéphalés, Lyon-Paris, 2 : 1-320, 19 pl.

Glibert, M., et L. Van de Poel, 1966. — Les Bivalvia fossiles du Cénozoïque étranger des collections de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. I, Heteroconchia, 1re part. : Laternulidae à Chamidae. *Mém. Inst. Sci. nat. Belgique*, 2e sér., (81) : 1-82.

Hoernes, M., 1859. — Die fossilen Mollusken des Tertiärbeckens von Wien. 2, Bivalven, Wien, (1) : 1-146, pl. 1-11.

Keen, A. M., 1969. — Gastrochaenacea. *In* : Moore, R. C., Treatise on Invertebrate Paleontology, N (2), Mollusca 6, Bivalvia. Geol. Soc. Amer. : 699-700, fig. E 160.

— 1971. — Sea shells of tropical West America. Stanford Univ. Press, Stanford, California, Sec. edit. : 1-1064.

Kier, P. M., R. E. Grant, 1965. — Echinoid distribution and habits, Key Largo coral reef Preserve, Florida. *Smithson. misc. Collns*, Washington, **149** (6) : 1-68, 16 pl., 15 fig.

Kleemann, K. H., 1974. — Raumkonkurrentz bei Atzmuscheln. *Marine Biol.*, Berlin, **26** (4) : 361-364, 3 pl., 2 fig.

Lamarck, J. B. de, 1801. — Système des animaux sans vertèbres. Paris, **8** : 432 p.

— 1818-1819. — Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Paris, Verdière, **5** : 612 p. (1818) ; **6** (1) : 232 p. (1819).

Lamy, E., 1922. — Notes sur les espèces Lamarckiennes appartenant à la famille des Gastrochaenidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, **28** : 307-311.

— 1923. — Les Gastrochènes de la Mer Rouge. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **29** : 391-395.

1. Nous avons eu connaissance de la publication de J. G. Carter (1978) trop tard pour pouvoir en tenir compte. Cet ouvrage n'entraîne aucun changement dans la taxinomie que nous avons proposée.

— 1925. — Révision des Gastrochaenidae vivants du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. *J. Conch.*, Paris, **68** (4) : 284-319.

LAUBIER, L., (1966) 1967. — Le Coralligène des Albères, monographie biocénotique (thèse). *Trav. lab. Arago*, n.s., **9** : 137-316, 1 pl.

MONTENAT, C., et J. ROMAN, 1970. — Échinides néogènes d'Espagne (provinces d'Alicante et de Murcie). *Annls Paléont., Invert.*, Paris, **56** (1) : 87-138, 3 pl., 2 fig., 1 tabl.

NORDSIECK, F., 1969. — Die europäischen Meeresmuscheln (Bivalvia) vom Eismeer bis Kapverden, Mittelmeer und Schwarzes Meer. G. Fischer Verlag, Stuttgart : 1-256, pl. 1-25.

OLSSON, A. A., 1961. — Mollusks of the tropical eastern Pacific. Panamic-Pacific Pelecypoda. Paleont. Research. Inst., Ithaca, New York : 1-574, pl. 1-86.

ORSZAG-SPERBER, F., 1974. - Éléments nouveaux sur le Miocène de la plaine orientale corse. Ve Congr. Néogène méditerranéen. Lyon, sept. 1971. *Mém. BRGM*, **78** : 829-834, pl. 1-2.

— 1978. — Le Néogène de la Corse et ses relations avec la géodynamique de la Méditerranée occidentale. Thèse Doc. ès Sci., Univ. Paris-Sud, centre d'Orsay : 1-329, 23 pl., 84 fig.

PALLARY, P., 1900. — Coquilles marines du littoral du département d'Oran. *J. Conch.*, Paris, **48** (3) : 211-422, pl. 6-8, fig. 1-19.

PARENZAN, P., 1976. — Carta d'identità delle Conchiglie del Mediterraneo, 2, Bivalvi (2). Ed. Bios Taras, Taranto : 283-546.

PENNANT, Th., 1777. — Crustacea. Mollusca. Testacea. British Zool., 4.

POUTIERS, J.-M., 1978. — Introduction à l'étude faunistique des Bivalves du littoral français : les espèces marines du golfe d'Aigues-Mortes. Thèse Univ. Paris-Sud, centre d'Orsay : 1-563, pl. 1-6.

PRIOLO, O., 1972. — Nuova revisione della conchiglii marine di Sicilia. 2 (2) (Bivalvi). *Atti Accad. gioenica Sci. nat.*, Catania, **4** : 31-133.

PUGACZEWSKA, H., 1970. — Traces of the activity of bottom organisms on the shells of the Jurassic ostreiform pelecypods of Poland. *Acta palaeont. pol.*, **15** (4) : 425-440, pl. 1-3.

ROMAN, J., 1952. — Quelques anomalies chez *Clypeaster melitensis* Michelin. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 6e sér., **2** : 3-11, 2 fig.

— 1953. — Galles de Myzostomides chez des Clypéastres de Turquie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **25** (6) : 650-654, 2 fig.

— 1960. — Échinides (*Clypeaster*, *Scutella*, *Schizaster*) de l'Helvétien du bassin de Karaman (Turquie). *Bull. Miner. Res. Explor. Inst. Ankara*, **55** : 64-96, pl. 1-8, 1 fig.

ROMAN, J., et S. FRENEIX, 1979. — Bivalves Gastrochaenidae endobiotes dans des *Clypeaster* néogènes. 7e Réunion ann. Sci. Terre (RAST), Lyon, 23-25 avril 1979 : 1 p., 1 fig.

SACCO, F., 1901. — I Molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria, 29, Torino.

SEGRE, A. G., 1954. — Il Tirreniano del Golfo di Terranova Pausania (Olbia) e la sua fauna malacologica. *Boll. Serv. geol. Ital.*, Roma, **76** (1) : 47-74, 5 pl.

SOLIMAN, G. N., 1973. — On the structure and behaviour of the rock-boring Bivalve *Rocellaria retzii* (Deshayes) from the Red Sea. *Proc. Malac. Soc. London*, **40** (4) : 313-318, 1 pl., 2 fig.

SPENGLER, L., 1783. — Beskrivelse over en nye Slaegt of toskallede Muslinger som Kan Kaldes Gastrochaena, i 3 forskiellige Arter (mit 1 taf.). *Nye Saml. K. Dansk. Vidensk. Selsk. Skrift.*, **2** : 174-183, 1 pl.

STURANY, R., 1901. — Lamellibranchiaten des Rothen Meeres. *Denkschr. Akad. Wiss., Wien*, (1899) 1901, 69, Expd. « Pola » 1895-1896 et 1897-1898, **14** : 1-41, pl. 1-7.

TEBBLE, N., 1966. — British bivalve seashells. Trustees of the British Mus. (Nat. Hist.), London : 1-212, fig. 1-110.

VADASZ, E., 1915. — Die Mediterranen Echinodermen Ungarns. *Geologica hung.*, **1** (2) : 79-256, 123 fig., pl. 7-12.

VOKES, H. E., 1976. — Notes on the fauna of the Chipola Formation. XIX. On the presence of *Gastrochaena* (*Spengleria*) (Mollusca : Bivalvia). *Tulane Stud. Geol. Paleont.*, **12** (2) : 161-162.

WOOD, S. V., 1857. — A monograph of the Crag Mollusca. *Pal. Soc. London*, II. Bivalvia, (3) : 217-342, pl. 21-31.

YONGE, C. M., 1955. — Adaptation to rock boring in Botula and Lithophaga (Lamellibranchia, Mytilidae) with a discussion on the evolution of this habit. *Q. Jl microsc. Sci.*, **96** (3) : 383-410, 19 fig.

*Manuscrit déposé le 19 avril 1979.*

PLANCHE I

1. — *Clypeaster* (*Oxyclypeina*) *reidii* Checchia-Rispoli, 1917 (*non* Wright, 1855) perforé par *Gastrochaena* (*Rocellaria*) cf. *dubia* (Pennant, 1777). Langhien de Corse. Vf, zone externe prélevée (pl. I, 3). (Comparer avec la fig.-texte 5.) × 1.

2 a-b. — *Gastrochaena* (*Rocellaria*) cf. *dubia* (Pennant) : spécimen Bivalve, contre-empreinte en élastomère ; 2a, profil antérieur ; 2b, côté valve droite. (Comparer avec la fig.-texte 5.) × 3.

3. — Tubes coquilliers de *Gastrochaena* (*Rocellaria*) cf. *dubia*, fixés à la face interne de la zone Vf prélevée sur *Clypeaster reidii*. (Comparer avec la fig.-texte 5, où la zone Vf est notée z.) × 3.

(Clichés D. SERRETTE.)

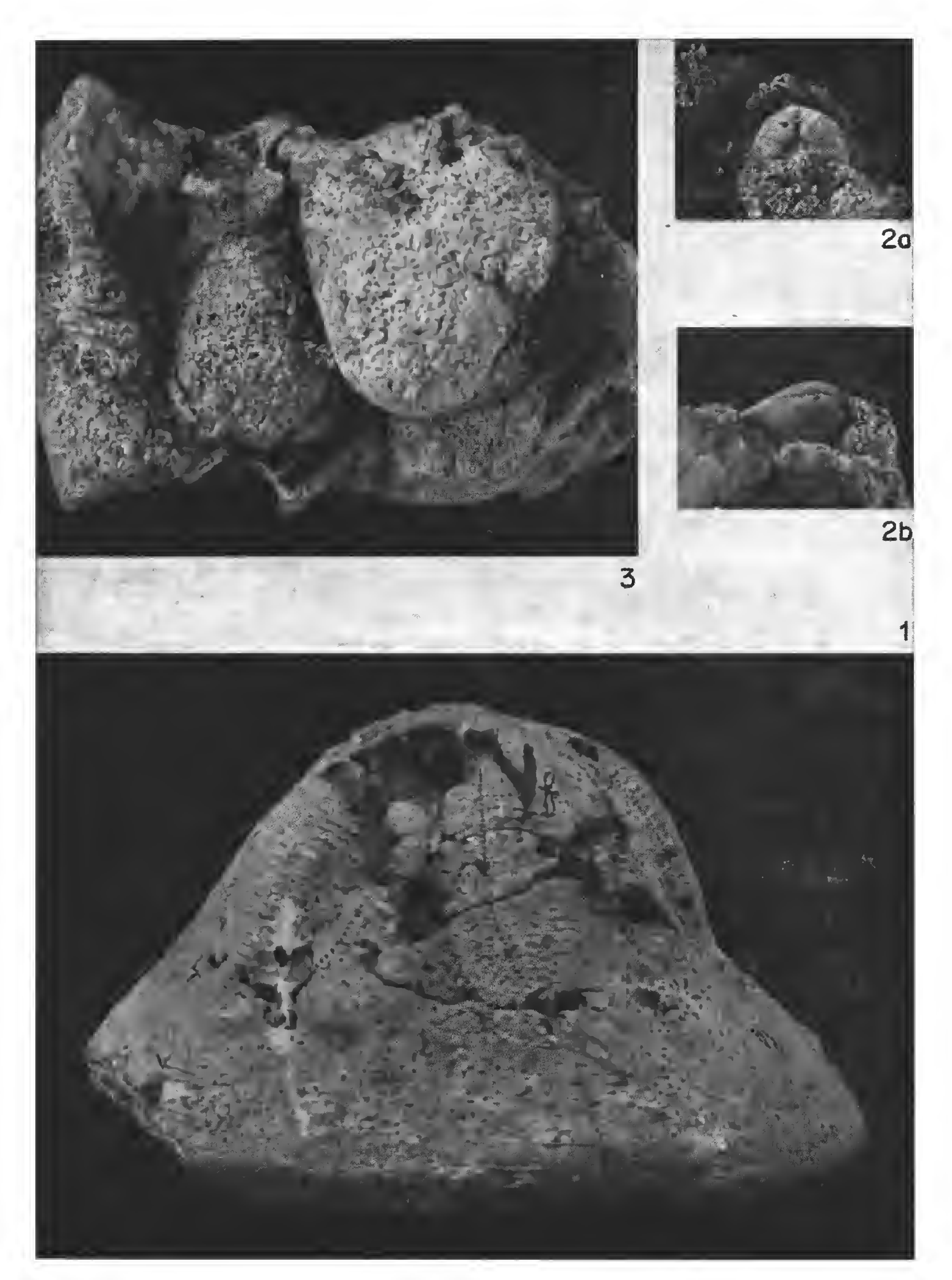



*PLANCHE I*

PLANCHE II

1 a-b, 2, 3, 4. — *Gastrochaena* (*Rocellaria*) sp. endobiote de *Clypeaster* (*Platyclypeina*) *melitensis* Michelin, 1861. Tortonien du Maroc : coupes sagittales ; 1a, tube coquillier occupant la cavité de l'Oursin sur toute sa hauteur ; 1b, tube siphonal soulevant le test de l'Oursin ; 2, autre sac coquillier modelé selon l'espace libre ; 3, sac coquillier entamant les piliers centraux de l'Oursin ; 4, perforation du test de l'Oursin et moule interne d'un tube siphonal. × 3.

(Clichés D. Serrette.)

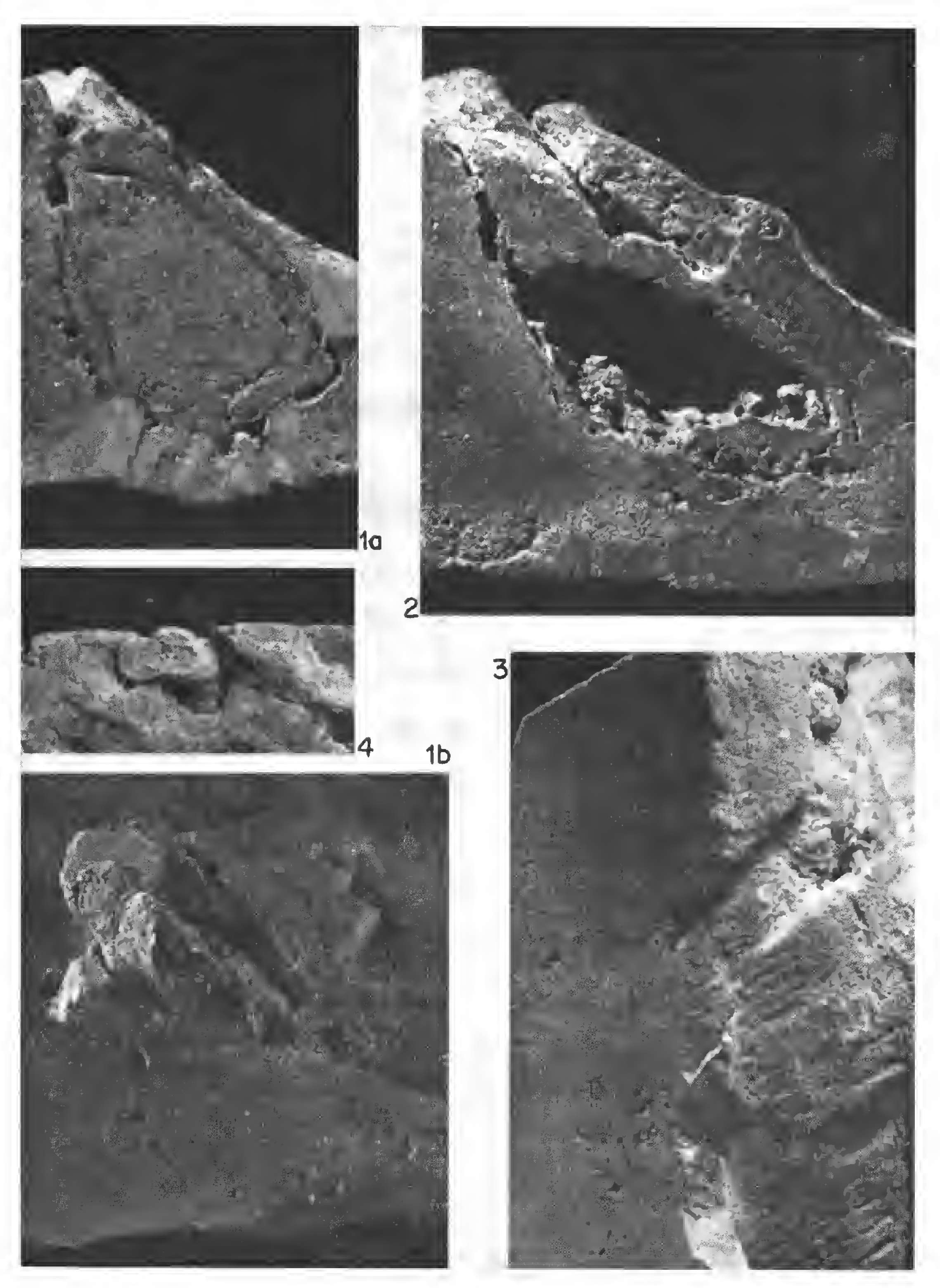



*PLANCHE II*

PLANCHE III

1 a-b. — *Gastrochaena* (*Rocellaria*) cf. *dubia* (Pennant) : spécimen bivalve, contre-empreinte en élastomère : 1a, côté valve gauche. × 3 ; 1b, côté valve gauche, × 6. (Comparer avec la fig.-texte 5.)

2 a-b. — *Cucurbitula cymbium* (Spengler, 1783) endobiote de *Clypeaster* (*Stolonoclypus*) *humilis* (Leske, 1778). Subfossile de la mer Rouge. Tube coquillier torsadé ; 2a, agglutiné par un côté aux lamelles de la mâchoire de l'Oursin ; 2b, côté libre et extrémité siphonale. × 3.

(Clichés D. SERRETTE.)

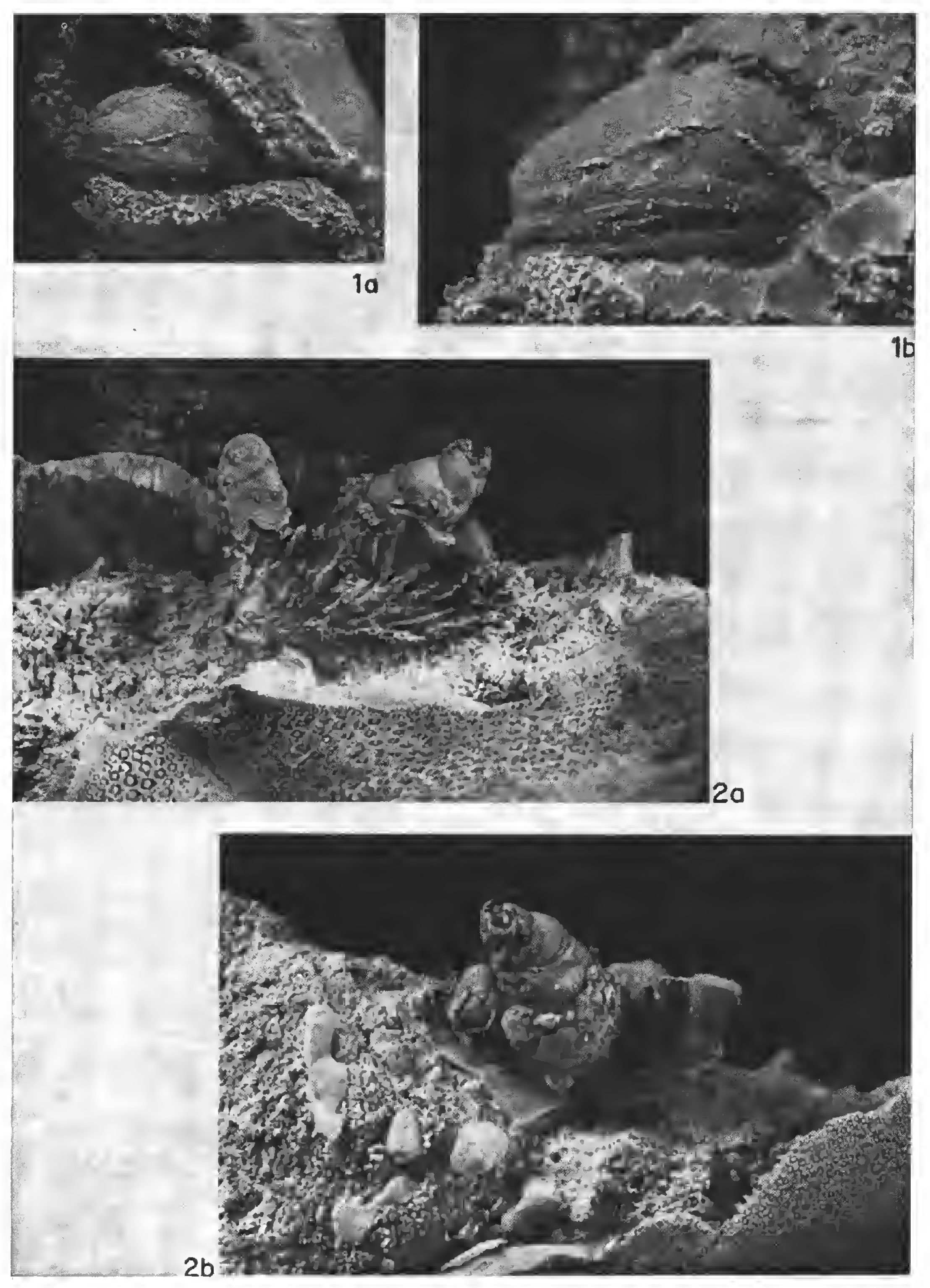



*PLANCHE III*

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 1, 1979, section C, nº 4 : 315-327.

# Sur les ptérotiques de certains Poissons Eurypterygii et leur signification phylogénétique

par Mireille Gayet *

**Résumé.** — Un essai de définition des relations phylogénétiques entre différentes familles anciennement placées dans les Acanthoptérygiens est tenté à partir de l'étude anatomique de leurs ptérotiques.

**Abstract.** — An attempt to define the phylogenetical relationships between different families placed until now in the Acanthopterygian is made on the basis of the study of their pterotic bones.

---

L'étude des Poissons anciennement placés dans les Acanthoptérygiens, et provenant principalement des gisements cénomaniens du Liban (Hakel et Hadjula), a permis des observations nouvelles concernant leurs ptérotiques. Des comparaisons avec certaines formes post-cénomaniennes permettent de mieux cerner les relations phylogénétiques de ces genres et de leurs familles.

Le terme de ptérotique implique ici l'ensemble des deux parties dermique et enchondrale intimement liées et dont les limites ne peuvent pas être définies.

## Abréviations

*cav.muc.* : cavités mucipares ; *c.s.* : canal sensoriel ; *fa.art.hmd.* : facette articulaire pour l'hyomandibulaire ; *fa.art.stp.* : facette articulaire pour le supratemporal ; *f.m.d.* : fosse pour le muscle dilatateur de l'opercule ; *fo.br.c.s.fr* : foramen pour la branche du canal sensoriel en direction du frontal ; *fo.br.c.s.pop* : foramen pour la branche du canal sensoriel en direction du préopercule ; *fo.br.n.f* : foramen d'une branche du nerf facial ; *fo.br.n.ot* : foramen d'une branche du nerf otique ; *fo.n.Pto* : foramen des nerfs du ptérotique ; *f.pt* : fosse post-temporale ; *Fr* : frontal ; *g.br.c.s.fr* : gouttière pour la branche du canal sensoriel ; *m.l.ex.fpt* : mur latéro-externe de la fosse post-temporale ; *Pa* : pariétal ; *pr.m.e.arb* : processus pour l'insertion du muscle élévateur du 4e arc branchial ; *Pto* : ptérotique ; *Spo* : sphénotique ; *z.c* : zone cartilagineuse.

* (Cf. Mireille Gaudant) *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.* CNRS L.A. *12*.

## DESCRIPTION ANATOMIQUE

### I. Famille des PHARMACICHTHYIDAE Patterson

### Genre **Pharmacichthys** Woodward (Fig. 1, A et B)

Le ptérotique (*Pto*) de *Pharmacichthys*, de forme parallélépipédique, est surmonté du côté interne par une lame osseuse (*m.l.ex.fpt*) qui recouvre en partie la fosse post-temporale et vient en contact sur une faible largeur avec le pariétal. Sur cette lame, on remarque la sortie par un pore rond, largement ouvert (*fo.br.c.s.*), de la branche du canal sensoriel de la fosse post-temporale.

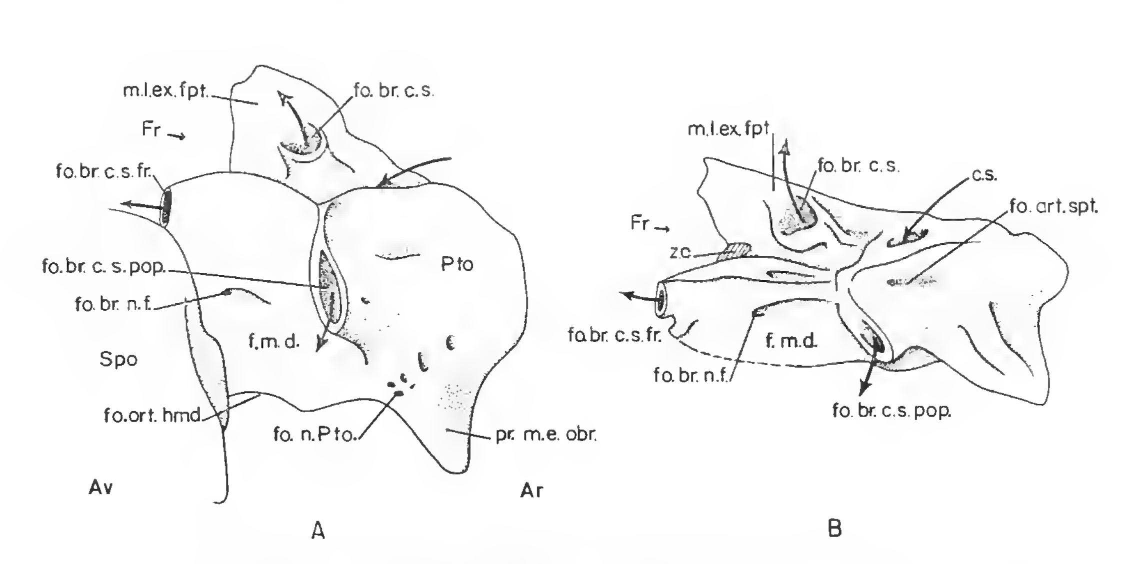



FIG. 1. — *Pharmacichthys* nov. sp., ptérotique gauche : A, en vue latérale externe ; B, en vue supérieure. D'après l'individu HAK-73-3 MNHNP.

La canal sensoriel principal entre par un pore allongé, visible en vue supérieure (fig. 1 B) ; il circule ensuite dans un tube entièrement fermé qui s'ouvre, principalement, à l'avant, par un pore rond (*fo.br.c.s.fr*) pour le passage de la branche sensorielle en direction du frontal (*Fr*), et latéralement par un pore très allongé (*fo.br.c.s.pop*) pour la sortie de la branche sensorielle en direction du préopercule. La fosse pour le muscle dilatateur de l'opercule (*f.m.d*) est peu profonde, et se limite presque exclusivement au ptérotique.

Le processus pour l'insertion du muscle élévateur du 4e arc branchial (*pr.m.e.abr*), triangulaire et bien développé, est situé à la partie postéro-inférieure du ptérotique.

Différents foramens, de petite taille, indiquent la sortie, soit d'une branche du nerf facial (*fo.br.n.f*), soit des nerfs du ptérotique (*fo.n.Pto*).

## II. Famille des Aipichthyidae Patterson

### Genre **Aipichthys** Steindachner
(Fig. 2)

Plus quadrangulaire en vue latérale que celui de *Pharmacichthys*, le ptérotique d'*Aipichthys* ne présente pas de lame osseuse au-dessus de la fosse post-temporale. Celle-ci est complètement ouverte ; le ptérotique n'en forme que le plancher et il n'entre pas en contact avec le pariétal.

Contrairement à l'observation faite précédemment chez *Pharmacichthys*, il n'y a pas passage du canal sensoriel dans un tube fermé, mais au contraire dans une gouttière. Le « pore » d'entrée du canal sensoriel (*c.s*) est en fait une simple échancrure du bord postérieur du ptérotique. Quant à la sortie de la branche sensorielle en direction du préopercule (*fo.br.c.s.pop*), elle est représentée par une échancrure profonde, en U haut et étroit.

La fosse pour l'insertion des muscles dilatateurs de l'opercule (*f.m.d*) semble étroite mais très profonde, et le processus pour l'insertion des muscles élévateurs du 4e arc branchial, situé en même position que chez *Pharmacichthys*, est plus massif que chez ce genre.

La facette d'articulation pour l'hyomandibulaire (*fa.art.hmd*) est entièrement constituée par le ptérotique.

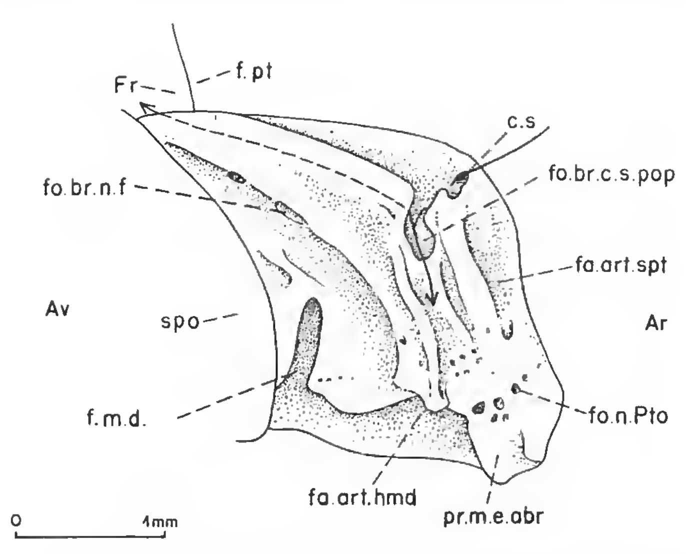



Fig. 2. — *Aipichthys velifer*, ptérotique gauche en vue latérale externe. D'après l'individu HDJ-73-105 MNHNP.

## III. Famille des Pycnosteroididae Patterson

### Genre **Pycnosteroides** Woodward
(Fig. 3)

De forme moins trapue, deux fois plus long que haut, le ptérotique de *Pycnosteroides* présente un mur interne très peu développé au-dessus de la fosse post-temporale. Celle-ci est ouverte et le pariétal situé nettement plus haut n'a pas de contact avec le ptérotique. La gouttière précédemment décrite pour le passage du canal sensoriel reste franchement ouverte. Par contre, on constate deux tendances : d'une part la fermeture à sa partie supérieure de l'ouverture en U du canal sensoriel en direction du préopercule, d'autre part la division de cette ouverture en U par un pont osseux situé à mi-hauteur.

La fosse pour l'insertion du muscle dilatateur de l'opercule est allongée mais relativement peu profonde. La facette pour l'articulation de l'hyomandibulaire est double mais les deux zones articulaires sont très peu espacées.

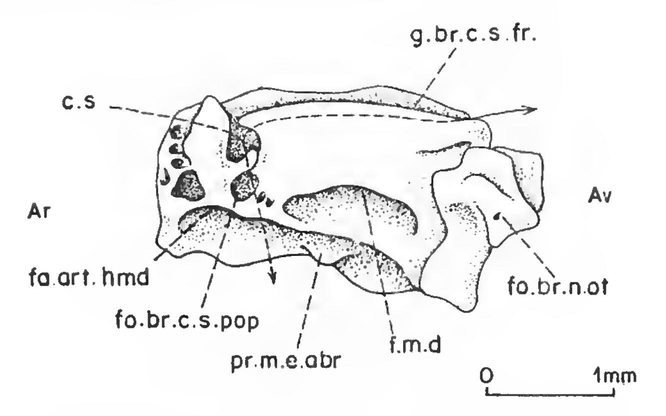



Fig. 3. — *Pycnosteroides levispinosus*, ptérotique et sphénotique droits en vue latérale externe. D'après l'individu HDJ-73-105 MNHNP.

## IV. Famille des Holocentridae Richardson

### Genre **Stichocentrus** Patterson
(Fig. 4)

Chez le plus ancien Holocentridae connu jusqu'à présent, *Stichocentrus*, le ptérotique se caractérise par les points suivants (chez l'espèce *S. elegans*) :

1. Il existe encore une lame interne qui vient en contact sur une faible largeur avec le pariétal extrêmement étroit à ce niveau ;

2. Le canal sensoriel circule dans une gouttière ouverte sur toute sa longueur. L'ouverture en U pour le passage de la branche sensorielle en direction du préopercule est élargie à la base ;

3. La fosse pour l'insertion du muscle dilatateur de l'opercule est très large et peu profonde tandis que la facette d'articulation de l'hyomandibulaire, unique, est entièrement constituée par le ptérotique.

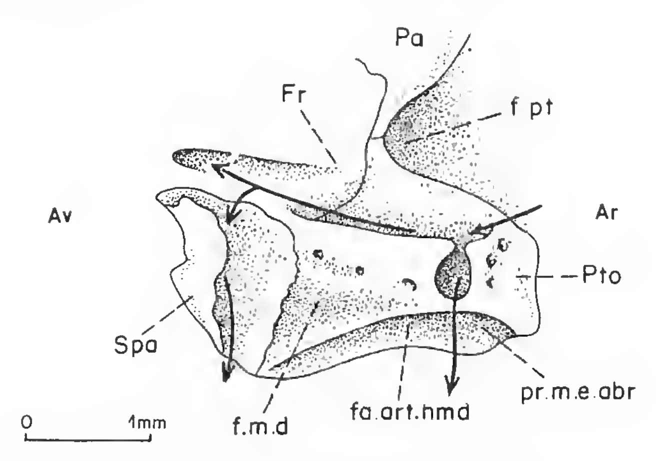



Fig. 4. — *Stichocentrus liratus*, ptérotique et sphénotique gauches en vue latérale externe. D'après l'individu HDJ-73-87 MNHNP.

Chez *S. liratus* (fig. 4), une seule différence est notable par rapport à *S. elegans* et porte sur l'ouverture en U du passage de la branche sensorielle préoperculaire, qui marque une tendance à se refermer à sa partie supérieure.

Chez une nouvelle espèce de *Stichocentrus* (M. Gaudant, 1979), le passage en U est presque fermé.

Les ptérotiques des Holocentridae post-cénomaniens et tertiaires n'ont pu être étudiés en détail faute de matériel.

## Genre **Myripristis** Cuvier
(Fig. 5)

Les Holocentridae actuels sont représentés par deux sous-familles : les Myripristinae et les Holocentrinae.

Chez *Myripristis*, il n'y a plus de contact entre le pariétal et le ptérotique. La gouttière, toujours ouverte, ne s'est pas élargie. L'ouverture en U pour le passage de la branche sensorielle préoperculaire tend à être légèrement refermée sur elle-même à sa partie supérieure.

La fosse pour l'insertion du muscle dilatateur est très profonde et s'étale également sur le sphénotique, tandis que la facette d'articulation pour l'hyomandibulaire, unique, est constituée par les deux os (ptérotique et sphénotique).

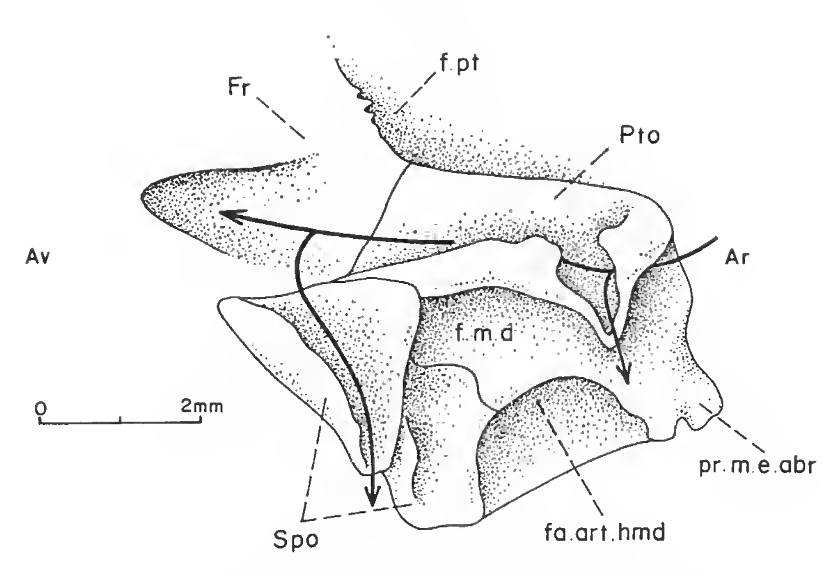



Fig. 5. — *Myripristis murdjan*, ptérotique et sphénotique gauches en vue latérale externe. Collection personnelle.

## Genre **Holocentrus** Cuvier
(Fig. 6)

Le contact pariétal-ptérotique a également disparu. La fosse pour l'insertion du muscle dilatateur de l'opercule est plus étendue sur le sphénotique. Quant à la facette d'articulation pour l'hyomandibulaire, double, elle appartient pour moitié à chacun des deux os.

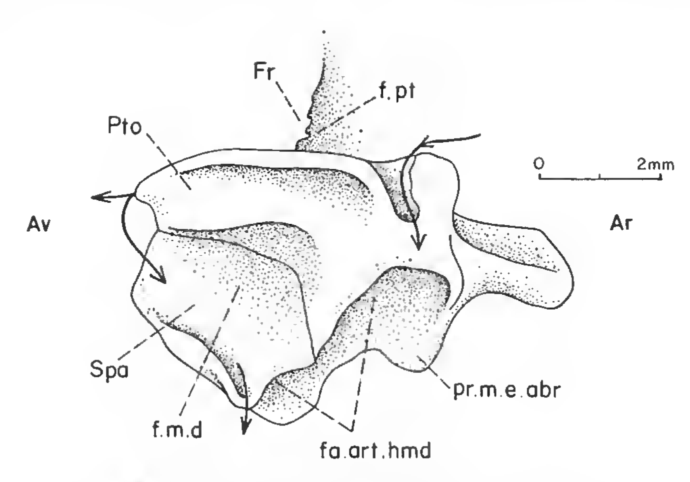



Fig. 6. — *Holocentrus scychellensis*, ptérotique et sphénotique gauches en vue latérale externe. Collection personnelle.

## V. Famille des TRACHICHTHYIDAE Bleeker

### Genre **Stichopteryx** Gaudant
(Fig. 7)

Le ptérotique de *Stichopteryx* est relativement proche par sa configuration de celui de *Stichocentrus elegans*. C'est ainsi que le passage pour la branche sensorielle préoperculaire a une forme en U, franchement ouverte, et la gouttière ne marque aucune tendance à se fermer. Par contre, le ptérotique est largement en contact avec le pariétal par l'intermédiaire d'un mur interne, qui forme ainsi le toit de la fosse post-temporale.

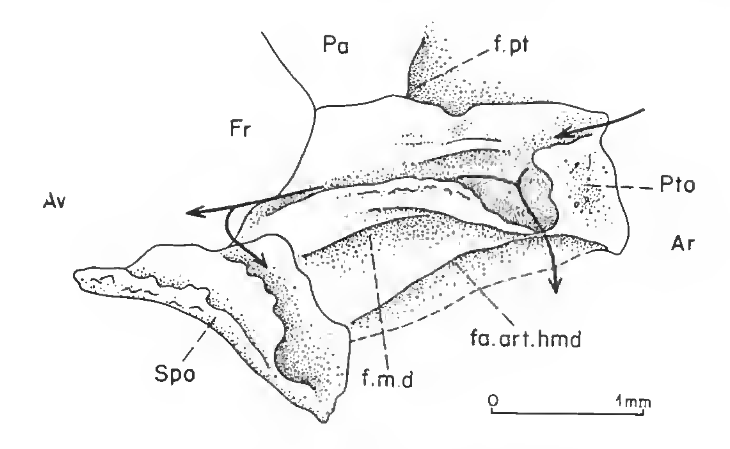



Fig. 7. — *Stichopteryx lewisi*, ptérotique et sphénotique gauches en vue latérale externe. D'après l'individu HAK-73-96 MNHNP.

### Genre **Lissoberyx** Patterson
(Fig. 8)

L'ouverture pour le passage de la branche sensorielle préoperculaire est très largement ouverte par réduction de la partie postérieure à cette ouverture qui se réduit ainsi à un simple petit processus en crochet. Le mur latéral externe de la gouttière du canal sensoriel tend à diminuer de surface par réduction de sa partie antérieure. Il y a ouverture directe du ptérotique sur le sphénotique et sur les cavités mucipares du frontal.

Un genre inédit (fig. 9), en provenance de Hadjula (Liban), montre un ptérotique dont le mur latéro-externe de la gouttière présente une réduction intermédiaire entre *Stichopteryx* et *Lissoberyx*. La fosse pour l'insertion du muscle dilatateur de l'opercule est située juste à la base de ce mur latéral externe et se prolonge sur le sphénotique.

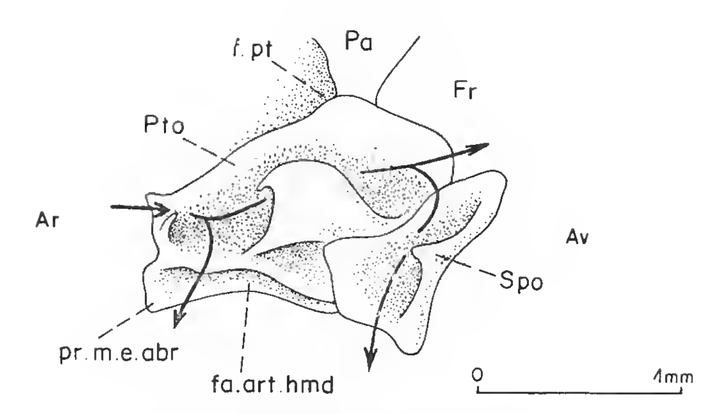



Fig. 8. — *Lissoberyx dayi*, ptérotique et sphénotique droits en vue latérale externe. D'après l'individu HDJ-73-58 MNHNP.

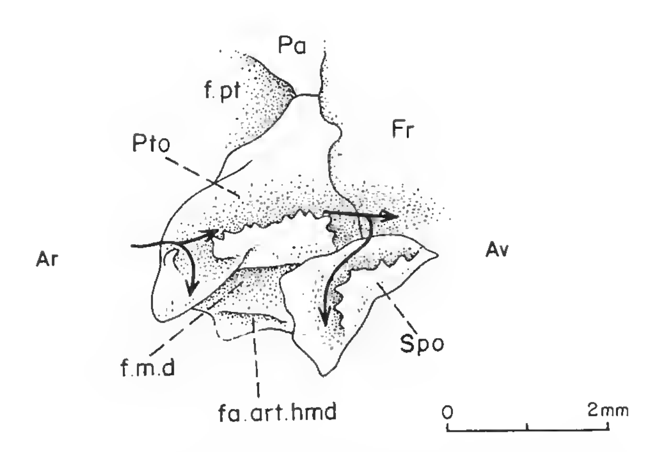



Fig. 9. — Nov. gen. nov. sp., ptérotique et sphénotique droits en vue latérale externe. D'après l'individu HDJ-73-94 MNHNP.

## Genre **Hoplopteryx** Agassiz

Étudié par C. Patterson (1964 : fig. 55) le ptérotique d'*Hoplopteryx simus*, de la Craie d'Angleterre (Cénomanien supérieur à Sénonien inférieur), présente une gouttière très largement ouverte en continuité directe avec les cavités mucipares du frontal. Le passage pour la branche du canal sensoriel en direction du préopercule est, lui aussi, très ouvert (la forme en U n'est plus visible). Le bord postérieur de ce passage n'est pas un simple processus en crochet comme chez *Lissoberyx* mais semble avoir totalement disparu. Un contact est présent entre pariétal et ptérotique. La fosse pour le muscle dilatateur de l'opercule est très réduite, confinée à la base du mur externe de la gouttière, lui-même très réduit.

## Genre **Hoplostethus** Gilchrist
(Fig. 10)

Comme chez *Hoplopteryx*, le ptérotique d'*Hoplostethus* (Trachichthyidae actuel) ne présente pas de rebord osseux en arrière de l'ouverture correspondant au passage de la branche sensorielle préoperculaire. Cette ouverture est donc confondue avec celle permettant l'entrée du canal sensoriel (seules des membranes séparent les deux canaux). La gouttière pour la branche sensorielle frontale est très large.

Le ptérotique possède un très léger contact avec le pariétal, par l'intermédiaire du mur interne de la fosse post-temporale, celle-ci était donc franchement ouverte.

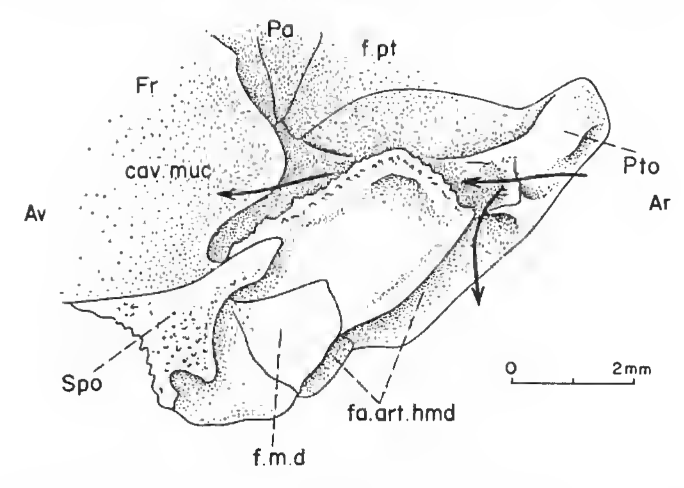



Fig. 10. — *Hoplostethus mediterraneus*, ptérotique et sphénotique gauches en vue latérale externe. Collection personnelle.

## INTERPRÉTATIONS ET CONCLUSIONS

Les observations faites sur les ptérotiques des « Acanthoptérygiens » (tels qu'ils étaient définis jusqu'à présent), montrent que les Trachichthyidae et les Holocentridae crétacés sont peu différents entre eux :

— le contact pariéto-ptérotique est étroit mais toujours présent ;

— l'ouverture pour le passage du canal sensoriel en direction du préopercule est en U largement ouvert ;

— cette ouverture est distincte de celle d'entrée du canal.

A partir de cette forme, deux tendances vont se dessiner selon les deux lignées suivantes : les Trachichthyidae et les Holocentrides (Holocentridae + Pycnosteroididae).

Chez les Holocentridae crétacés, on observe un rétrécissement du passage en U et le contact pariéto-ptérotique est encore présent, bien qu'étroit, sous l'expansion postérieure pes frontaux. Chez les Holocentridae actuels, cette tendance à la fermeture est légèrement

moins marquée (ils ont donc dû se spécialiser avant le stade *Stichocentrus*) et le contact pariéto-ptérotique a disparu (il n'est plus présent sous l'expansion postérieure des frontaux).

Chez les Trachichthyidae crétacés, la tendance est à l'agrandissement de l'ouverture préoperculaire et à l'élargissement de la gouttière pour la branche sensorielle frontale qui sera prolongée par les cavités mucipares.

Dans la lignée conduisant à *Lissoberyx*, l'agrandissement de l'ouverture se fait par réduction osseuse de son bord postérieur qui maintient cependant un petit processus en crochet séparant l'entrée du canal sensoriel de la sortie de la branche préoperculaire. On observe également la réduction de la partie antérieure du mur externe de la gouttière.

Dans la « lignée *Hoplopteryx-Hoplostethus* », le bord postérieur de l'ouverture préoperculaire a complètement régressé, et il y a réunion des pores d'entrée et de sortie des branches sensorielles. Par contre, aucune réduction osseuse n'est observable à la partie antérieure de la gouttière frontale ; on constate même un développement de la partie latéro-externe du sphénotique au-dessus de la branche sensorielle, en direction de la série infra-orbitaire formant (chez *Hoplostethus*) un pont au-dessus de ce canal.

La recherche des relations phylogénétiques de *Pycnosteroides* fondée sur le seul ptérotique est plus complexe. On peut constater néanmoins que la gouttière est entièrement ouverte (comme chez les formes ancestrales des Acanthopterygii), tandis que l'ouverture du canal sensoriel en direction du préopercule tend à se rétrécir à sa partie supérieure comme elle le fait chez les Holocentridae. Toutefois cette tendance ne se réalisera pas totalement.

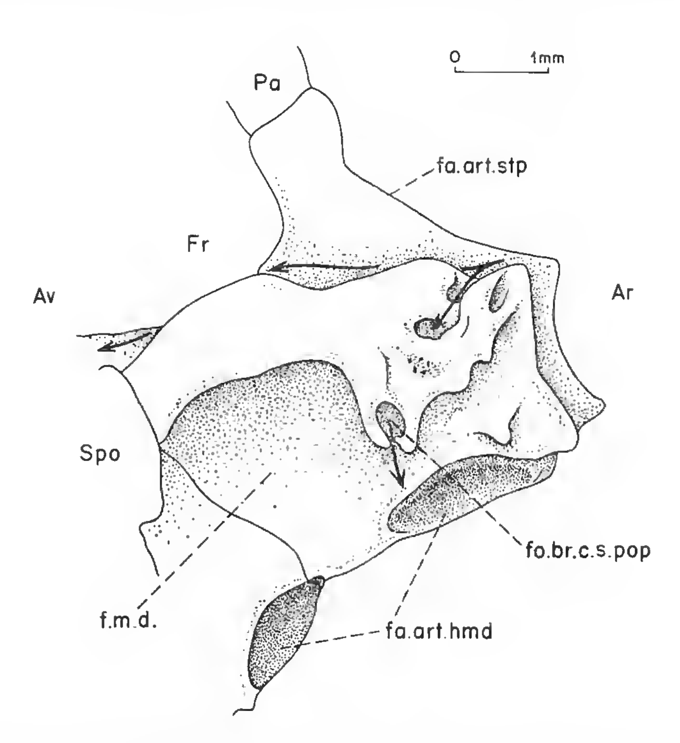



Fig. 11. — *Chaetodus hoefleri*, ptérotique gauche en vue latérale externe. Collection personnelle.

Le contact entre pariétal et ptérotique n'existe plus mais une plaque osseuse peu développée est encore présente en arrière de la gouttière du canal sensoriel.

*Pycnosteroides* se sépare cependant des Holocentridae par l'apparition d'un pont osseux à mi-hauteur de l'ouverture préoperculaire. Ce pont osseux qui tend à séparer en deux pores l'ouverture pour le passage de la branche sensorielle en direction du préopercule existe de façon complète chez *Chaetodus* (fig. 11). Comme chez *Pycnosteroides*, la branche frontale du canal sensoriel court dans une gouttière ouverte. Le mur interne de cette gouttière est plus développé que chez *Pycnosteroides* et vient au contact du pariétal. Par ailleurs, il y a deux facettes d'articulation pour l'hyomandibulaire, nettement séparées entre elles.

La séquence *Pycnosteroides*-*Chaetodus* se caractérise donc, au niveau du ptérotique, par la tendance au développement d'une facette d'articulation double pour l'hyomandibulaire (mais ce caractère apparaît également dans d'autres lignées), et surtout par l'apparition d'un pont osseux qui tend à séparer l'unique pore de sortie de la branche sensorielle préoperculaire en deux pores ronds.

Le contact pariétal-ptérotique au-dessus de la fosse post-temporale semble avoir été acquis secondairement chez les Chaetodontidae.

Les ptérotiques des Paracanthoptérygiens sont encore très mal connus et la comparaison est de ce fait très difficile. Bien que la monophylie de ce super-ordre soit pour l'instant incertaine, les Aipichthyidae y ont été intégrés du fait de l'absence d'épine pelvienne. Cette famille a, par ailleurs, été rapprochée des Zeidae (M. Gaudant, 1977 : 488). Le ptérotique de *Cyttus*, peu élevé et allongé, présente une gouttière comparable à celle d'*Aipichthys*, ainsi qu'une sortie en U pour la branche sensorielle préoperculaire. Chez *Zeus* cependant, genre plus spécialisé, la gouttière est complètement fermée.

Le ptérotique de *Pharmacichthys* ne ressemble à aucun des autres ptérotiques décrits ci-dessus. Les affinités de ce genre sont difficiles à définir. Séparé préeocement du stock ancestral des Eurypterygii (définis par D. E. Rosen, en 1973), *Pharmacichthys* s'est spécia-

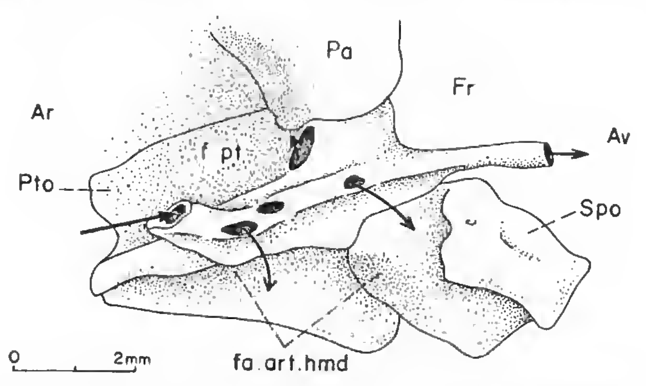



Fig. 12. — *Caranx hippos*, ptérotique et sphénotique droits en vue latérale externe. Collection personnelle.

lisé dans une direction qui lui est propre. Son ptérotique peut être comparé à celui des Carangidae comme *Caranx* (fig. 12) ou *Scyris* (fig. 13). Le canal sensoriel circule dans un tube fermé qui ne s'ouvre que par de simples foramens dont les principaux assurent la

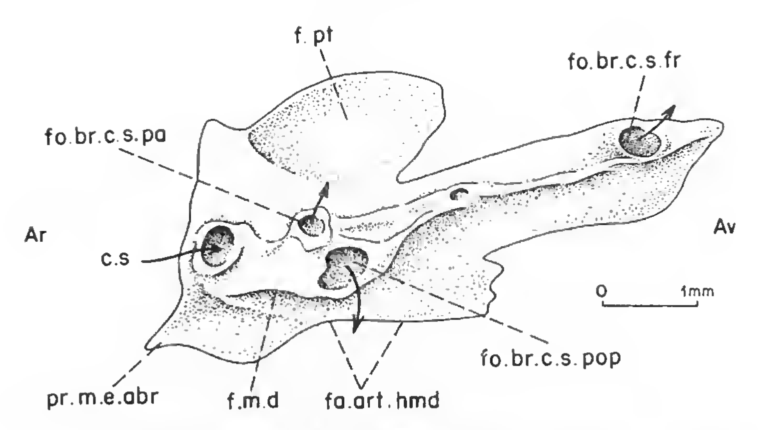



Fig. 13. — *Scyris alexandrinus*, ptérotique droit en vue latérale externe. Collection personnelle. (Dessins F. Pilard et D. Molez.)

sortie des branches sensorielles en direction du frontal, de la fosse post-temporale et du préopercule. Comme chez *Pharmacichthys*, le ptérotique de ces deux genres est en contact avec le pariétal au-dessus de la fosse post-temporale. D'autres caractères permettent de suggérer des relations phylogénétiques entre *Pharmacichthys* et les Carangidae et seront étudiés ultérieurement.

En conclusion, bien que les ptérotiques de quelques formes seulement aient été étudiés, il semble possible d'utiliser les caractéristiques de cet os pour suggérer des relations phylogénétiques entre certains genres ou familles. Ces relations seront confirmées par ailleurs (M. Gaudant, Thèse Doctorat d'État).

C'est ainsi que les Trachichthyidae et les Holocentrides (Holocentridae et Pycnosteroidae), bien qu'ayant un ancêtre commun direct, diffèrent nettement ensuite par la configuration de leur ptérotique.

*Pycnosteroides* se sépare donc d'*Aipichthys* auquel il avait longtemps été associé (C. Patterson, 1964), et ne peut s'intégrer dans les Polymixiiformes comme le suggèrent D. E. Rosen & C. Patterson (1969).

Enfin par son ptérotique, *Pharmacichthys* ne peut pas être réuni directement aux Béryciformes fossiles ou actuels. Par contre, ses caractères permettent d'émettre l'hypothèse d'une parenté avec les Carangidae.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Gaudant, M., 1977. — Sur la découverte dans le Crétacé de Laveiras (Portugal) du plus ancien Zéiforme connu. *Geobios*, Lyon, **10** (3) : 487-488.

— 1979. — Étude anatomique, systématique, phylogénétique et paléobiogéographique des Poissons cénomaniens de la Mésogée occidentale, anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. Thèse Doctorat d'État, 14 mars 1979, Paris VI.

Patterson, C., 1964. — A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Phil. Trans. Roy. Soc. of London, Biol. Sci.*, ser. B, n° 739, **247** : 213-482, 4 pl.

ROSEN, D. E., 1973. — Interrelationships of higher euteleostean fishes. *In* : Interrelationships of fishes (P. H. Greenwood, R. S. Miles and C. Patterson Ed.), *J. Linn. Soc., London*, Zool. suppl. nº 1, **53** : 397-513, 129 fig.

ROSEN, D. E., & C. PATTERSON, 1969. — The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **141** (3) : 361-474, pl. 52-78, 74 fig.

*Manuscrit déposé le 3 avril 1979.*

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 1, 1979,
section C, n° 4 : 329-341.

# La structure de la joue chez *Pharmacichthys*. Application à la recherche des affinités de ce Poisson

par Mireille Gayet *

**Résumé.** — L'auteur se fonde sur l'étude des structures spécialisées de la région ptérygo-carrée au sein du genre *Pharmacichthys* Woodward pour tenter de préciser ses affinités parmi les Poissons téléostéens.

**Abstract.** — The author makes use of specialized structures of the pterygo-quadrate area within the genus *Pharmacichthys* Woodward for an attempt to define its relationships among teleostean fishes.

---

En 1964, C. Patterson plaçait *Pharmacichthys* au sein des Béryciformes et le rapprochait du genre *Aipichthys* (p. 401). Depuis, ce même auteur, d'abord seul (1968 : 87), puis en collaboration avec D. E. Rosen (1969 : 454), considéra ces deux genres comme des représentants de l'ordre des Lampridiformes.

### Abréviations

*Ang* : angulaire ; *Bocc* : basioccipital ; *Bs* : basisphénoïde ; *cart* : cartilage ; *Cl* : cleithrum ; *Cor* : coracoïde ; *Dart* : dermarticulaire ; *Dent* : dentaire ; *Dpal* : dermopalatin ; *Ecpt* : ectoptérygoïde ; *Enpt* : entoptérygoïde ; *Ep 1-3* : épuraux ; *« ép » pelv* : « épine » pelvienne ; *Ethm. lat* : ethmoïde latéral ; *fa.Epo.pt* : facette articulaire de l'épiotique pour le post-temporal ; *f.pt* : fosse post-temporale ; *Fr* : frontal ; *Hmd* : hyomandibulaire ; *h.PU2,3...* : épine hémale de la vertèbre préurale 2, 3... ; *Hy 1, 2...* : hypural 1, 2... ; *Int* : intercalaire ; *Iop* : interopercule ; *Iorb 1* : premier infraorbital = lacrymal ; *Mesth* : mésethmoïde ; *Mpt* : métaptérygoïde ; *Mx* : maxillaire ; *Na* : nasal ; *n.PU2,3...* : épine neurale de la vertèbre préurale 2, 3... ; *Op* : opercule ; *Pa* : pariétal ; *PCl.d* : postcleithrum dorsal ; *PCl.v* : postcleithrum ventral ; *PHy* : parhypural ; *pl.d.Dpal* : plaque dentée du dermopalatin ; *Pmx* : prémaxillaire ; *Pop* : préopercule ; *pr.art.ethm.lat* : processus articulaire pour l'ethmoïde latéral ; *pr.dpal.Ethm.* : processus de l'ethmoïde latéral pour l'articulation du dermopalatin ; *pr.ecpt.Ethm.* : processus de l'ethmoïde latéral pour l'articulation de l'ectoptérygoïde ; *pr.ethm.Ecpt* : processus de l'ectoptérygoïde pour l'articulation de l'ethmoïde latéral ; *pr.ethm.Mpt* : processus du métaptérygoïde pour l'articulation de l'ethmoïde latéral ; *pr.épo.Pt* : processus du post-temporal pour l'articulation avec l'épiotique ; *pr.int.Pt* : processus du post-temporal pour l'articulation avec l'intercalaire ; *pr.la.Ethm* : processus de l'ethmoïde latéral pour l'articulation du lacrymal ; *pr.max.Dpal* : processus maxillaire du dermopalatin ; *pr.p.pelv* : processus postérieur pelvien ; *Psph* : parasphénoïde ; *Pt* : post-temporal ; *Pto* : ptérotique ; *PU1+U1* : complexe uroterminal ; *PU2,3...* : vertèbre préurale 2, 3... ; *Q* : carré ; *S* : symplectique ; *Sca* : scapula ; *SCl* : supracleithrum ; *Socc* : supraoccipital ; *Sop* : sous-opercule ; *St* : stégural ; *U2 + Ur* (ou *U2*) : complexe uropseudurostylaire.

* (Cf. Mireille Gaudant) *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.* CNRS, L.A. 12.

Parmi tous les caractères qui définissent le genre *Pharmacichthys*, le processus qui, issu de la région ptérygo-carrée, s'articule avec l'ethmoïde latéral, est probablement le trait le plus remarquable de l'anatomie de ce genre. Ce processus semble avoir deux origines différentes.

Chez *Pharmacichthys* sp. (fig. 1) (M. Gaudant, 1979), découvert dans le Cénomanien inférieur de Hakel (Liban), il est très difficile de rapporter ce long processus (*pr.art. ethm.lat*) qui s'élève de la zone de contact entre le métaptérygoïde (*Mpt*), le carré (*Q*) et l'ectoptérygoïde (*Ecpt*) à l'un ou l'autre de ces trois os. Ce processus s'amincit rapidement, longe le dermopalatin (*Dpal*) et l'entoptérygoïde (*Enpt*), et vient s'articuler avec une facette légèrement ovale située à la partie antéro-inférieure de l'ethmoïde latéral.

Chez *Pharmacichthys venenifer* Woodward, présent dans le même gisement, il apparaît que cette ossification provient très probablement de l'ectoptérygoïde. La branche antérieure de ce dernier est par ailleurs très réduite.

Chez l'unique espèce (fig. 2) du genre *Pharmacichthys*, trouvée dans le Cénomanien inférieur d'Ein Jabrud (monts de Judée), (M. Gayet, sous presse), le métaptérygoïde connaît un grand développement et présente une forme quadrangulaire. De son angle antéro-postérieur, et faisant partie intégrante de cet os, s'élève le processus osseux précédemment décrit.

La recherche systématique de ce caractère a également été entreprise. Il en découle les observations suivantes.

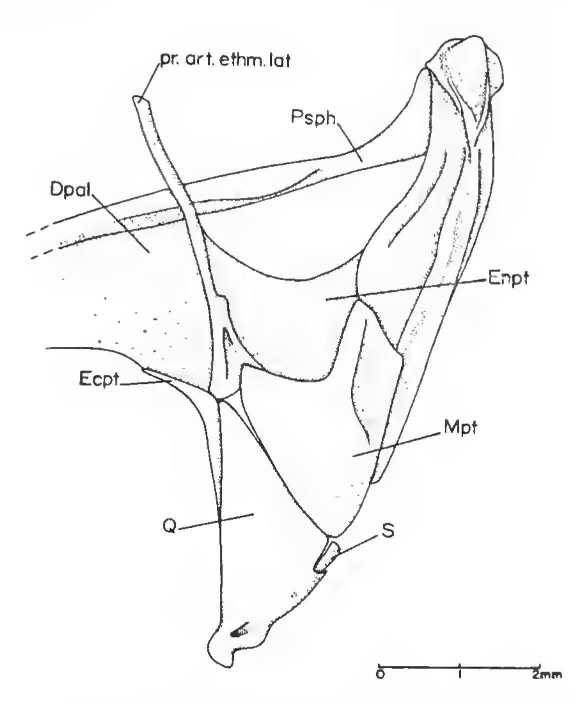



Fig. 1. — *Pharmacichthys* sp. (Liban), vue externe de la région ptérygo-carrée. D'après l'holotype HAK-73-3 MNHNP.

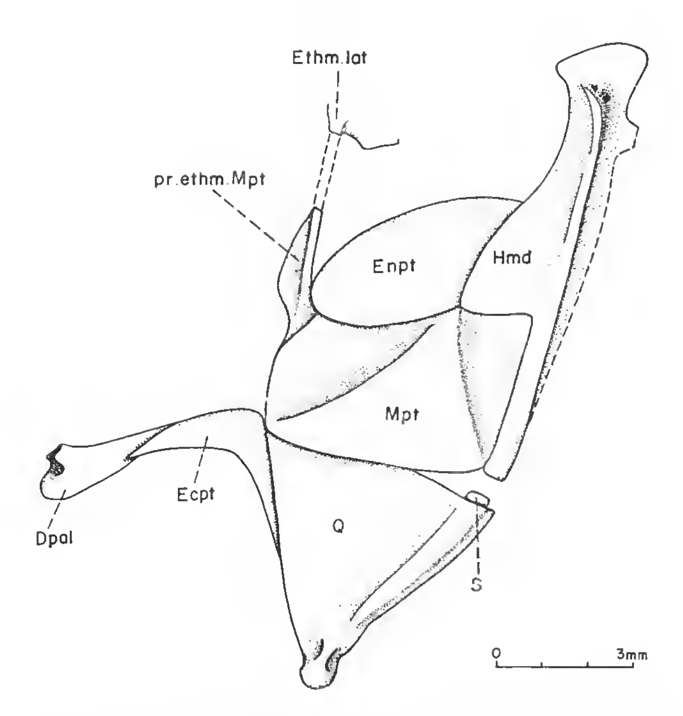



Fig. 2. — *Pharmacichthys* sp. (monts de Judée), vue externe de la région ptérygo-carrée. D'après l'holotype AJ-64.

Aucun groupe n'appartenant pas aux Néotéléostéens ne présente, à ce point de vue, une quelconque ressemblance avec *Pharmacichthys*. La liaison osseuse décrite par L. Taverne (1972 : 14) chez les Mormyridae se situe au niveau de l'orbitosphénoïde et ne peut pas être prise en considération.

Au niveau des Néotéléostéens, plusieurs familles vont être considérées : quatre placées jusqu'à présent dans l'ordre des Perciformes (les Carangidae, les Balistidae, les Chaetodontidae et les Acanthuridae), une appartenant à l'ordre des Zéiformes et une faisant partie de celui des Lampridiformes. Toutes ces familles présentent, à différents degrés, une modification de la région ptérygo-carrée, principalement au niveau de l'ectoptérygoïde.

## A. — Les Carangidae

Chez *Caranx* (fig. 3), l'ectoptérygoïde, en forme de croissant, présente deux branches de longueur sensiblement égale (la branche horizontale est légèrement plus courte que la branche verticale), qui forment entre elles un angle d'environ 120°. A mi-longueur du bord supérieur de la branche horizontale part un processus cartilagineux, de forme sub-conique (*pr.ethm.Ecpt*), qui s'élargit en direction de l'ethmoïde latéral. Celui-ci présente, à sa partie inférieure, trois processus disposés en trépied : l'un, situé du côté interne (*pr.ecpt.Ethm.*), s'articule avec le processus ectoptérygoïdien précédemment décrit ; le second, également situé du côté interne (*pr.dpal.Ethm.*), entre en contact avec le dermopalatin ; le troisième enfin

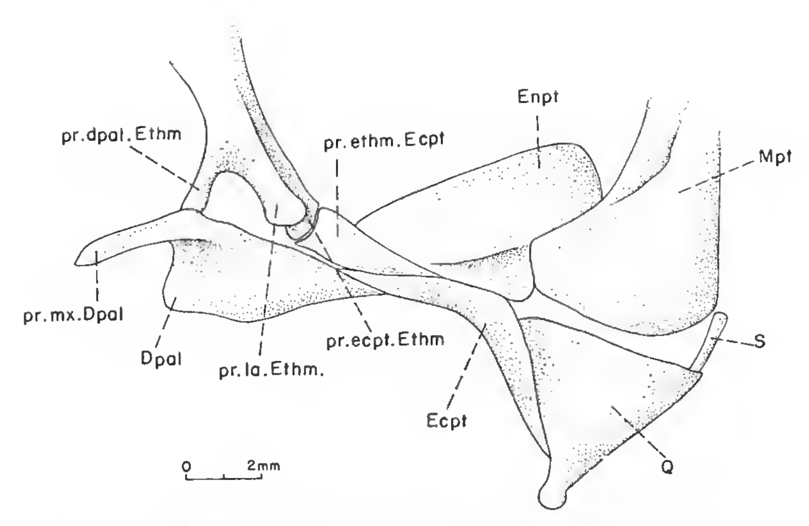



Fig. 3. — *Caranx hippos*, vue externe de la région ptérygo-carrée. Collection personnelle.

(*pr.la.Ethm.*), situé du côté externe, s'articule avec le lacrymal. En vue interne, le processus cartilagineux de l'ectoptérygoïde est pratiquement invisible, caché par l'entoptérygoïde, qui vient en contact (par une très faible surface) avec le dermopalatin.

Chez *Lichia* (*L. amia*), la branche horizontale de l'ectoptérygoïde paraît 1,5 fois plus longue que la branche verticale. Néanmoins, un bourrelet oblique, situé au 1/3 antérieur de la branche horizontale pourrait marquer l'emplacement de l'ancienne limite postérieure du processus articulaire de l'ectoptérygoïde qui se serait ossifié, puis aurait fusionné avec le corps de l'os, d'autant plus que l'extrémité antérieure de l'ectoptérygoïde atteint la verticale de l'ethmoïde latéral. Par contre, à l'angle des deux branches, se développe, du côté interne de la joue, une plaque osseuse au contour irrégulier qui se colle contre la face interne du carré et surtout du métaptérygoïde.

Chez les Carangidae à corps relativement élevé comme *Scyris* (*S. alexandrinus*) (fig. 4), mais aussi chez *Selene* et *Vomer*, on constate que la branche horizontale de l'ectoptérygoïde manque (un léger processus antérieur marque son emplacement). Par contre, l'ectoptérygoïde se prolonge verticalement, en direction de l'ethmoïde latéral avec lequel il s'articule. En vue interne de la joue (fig. 5), on constate que l'entoptérygoïde entre en contact avec le dermopalatin.

## B. — Les Balistidae

Un tel ectoptérygoïde se retrouve également chez les Balistidae. C'est ainsi que chez *Rhinecanthus* (*R. aculatus*), l'ectoptérygoïde est rectiligne et presque vertical (un léger processus antérieur, situé à mi-hauteur, marque ici aussi l'emplacement présumé de la branche horizontale) (fig. 6). Il passe, en vue latérale externe, au-dessus de l'entoptérygoïde, mais n'a plus de contact avec l'ethmoïde latéral, lequel prend chez ce genre une extension considérable vers l'avant, et est doublé ventralement par le parasphénoïde très élargi

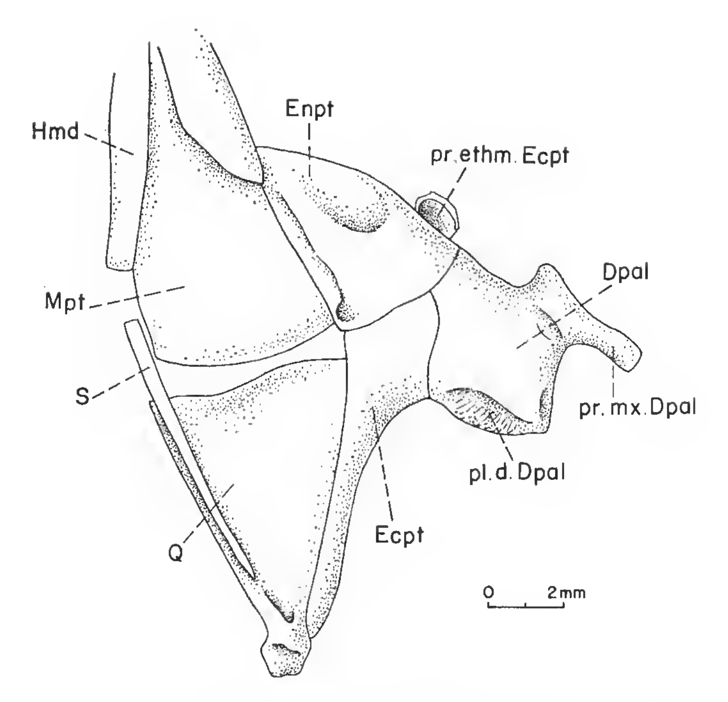



Fig. 4. — *Scyris alexandrinus*, vue externe de la région ptérygo-carrée. Collection personnelle.



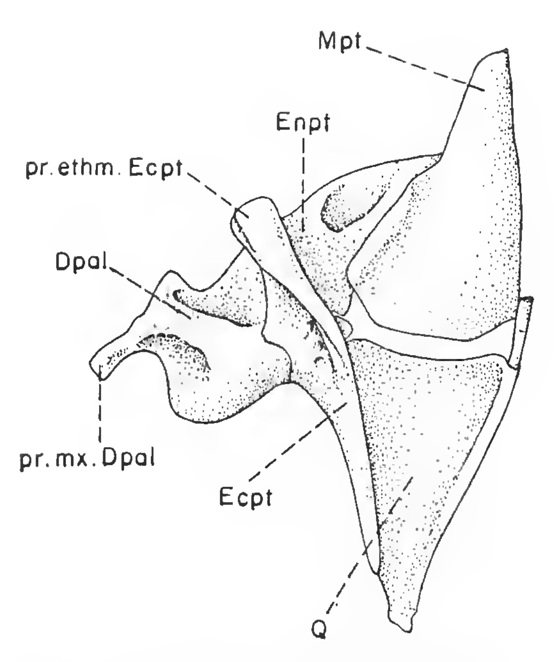




Fig. 5. — *Scyris alexandrinus*, vue externe de la région ptérygo-carrée. Collection personnelle.

qui lui est soudé. En vue latérale interne, l'entoptérygoïde n'a qu'un très léger contact avec le dermopalatin.

Il est possible que l'ancêtre de *Rhinecanthus* ait présenté un contact articulaire entre l'ethmoïde latéral et l'ectoptérygoïde, ce contact ayant par la suite disparu en raison de l'allongement considérable du museau.

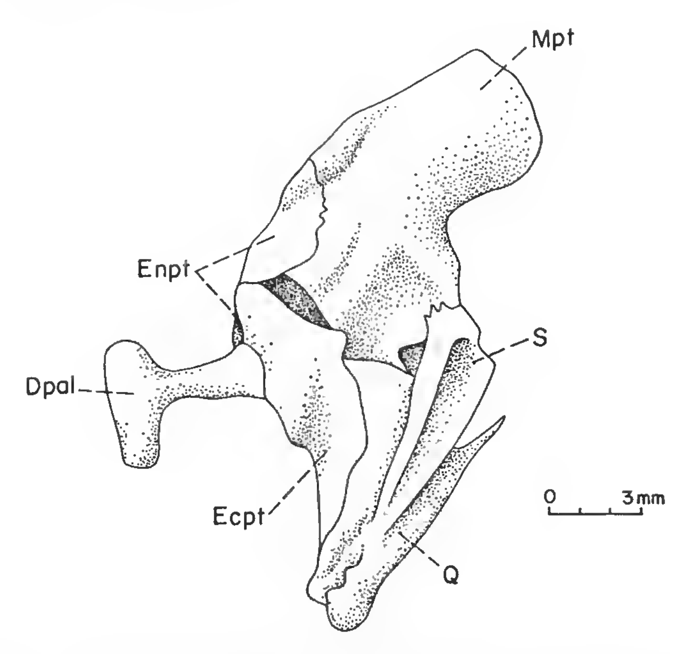



Fig. 6. — *Euxiphipos sextarhina*, vue interne de la région ptérygo-carrée. Collection personnelle.

## C. — Les Lampridiformes

Chez *Velifer* (*V. hypselopterus*), qui correspond à la forme la plus généralisée des Lampridiformes, l'ectoptérygoïde ne présente pas de forme en croissant (fig. 7). Aucun processus n'est observable au niveau de la « branche antérieure ». Par contre, faisant suite très exactement à la partie supérieure de l'ectoptérygoïde, un fort processus osseux, qui semble appartenir au dermopalatin, entre en contact avec l'ethmoïde latéral. En avant de ce processus, le dermopalatin est peu développé. Le contact entre la partie antérieure du dermopalatin et l'entoptérygoïde se situe en arrière du bourrelet.

Si l'on compare *Velifer* à des Carangidae au corps relativement haut (ex. *Scyris*), on constate que la seule différence entre eux tient à la séparation (chez le premier) et à la soudure (chez le second) entre la branche inférieure de l'ectoptérygoïde et le processus précédemment décrit du dermopalatin.

## D. — Les Zéiformes

Une réduction de la branche horizontale de l'ectoptérygoïde s'observe également dans d'autres groupes et particulièrement au sein des Zéiformes. C'est ainsi que les Zeidae

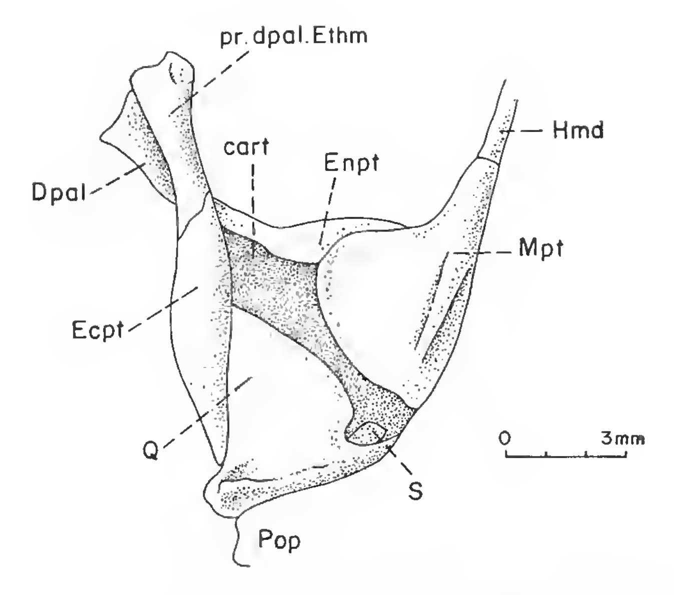



Fig. 7. — *Velifer hypselopterus*, vue externe de la région ptérygo-carrée. Collection personnelle.

Fig. 8 à 10. — 8, *Neocyttus rhomboidalis*, vue interne de la région ptérygo-carrée ; 9, *Cyttus roseus*, vue externe de la région ptérygo-carrée ; 10, *Zeus faber*, vue externe de la région ptérygo-carrée. Collection personnelle.

présentent soit une simple réduction de la branche horizontale de l'ectoptérygoïde par rapport à la branche verticale comme chez *Neocyttus* (fig. 8), soit une forme en massue avec disparition de la branche horizontale comme chez *Cyttus* (fig. 9), soit, enfin, un développement notable vers l'arrière (après disparition de la branche horizontale) comme chez *Zeus* (fig. 10). Dans cette séquence *Neocyttus-Cyttus-Zeus*, il n'y a jamais développement d'un processus en direction de l'ethmoïde latéral.

On notera que parmi les Caproidae, *Antigonia* est le seul genre à présenter également un ectoptérygoïde en massue. Cependant, on ne trouve pas, chez ce genre, de tendance à une quelconque relation entre cet os et l'ethmoïde latéral.

### E. — Les Chaetodontidae

Chez les Chaetodontidae, il y a réduction de la branche horizontale de l'ectoptérygoïde et tendance à un développement de celle-ci vers l'arrière, comme chez les Zeidae. Pour sa part, l'ethmoïde latéral s'accole au dermopalatin sur toute la longueur de sa base sans différenciation de processus articulaire (fig. 11).

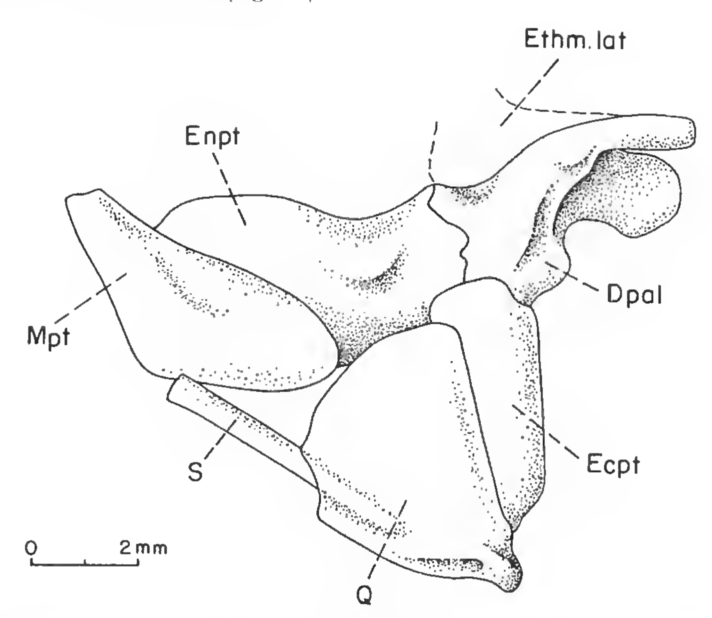



Fig. 11. — *Chaetodus hosfleri*, vue externe de la région ptérygo-carrée. Collection personnelle.

### F. — Les Acanthuridae

En dépit de sa forme en massue, l'ectoptérygoïde ne présente aucun allongement (ou tendance à l'allongement) vers l'ethmoïde latéral.

## CONCLUSIONS

Il résulte des considérations précédentes, que les Chaetodontidae, les Acanthuridae et les Zéiformes ne semblent pas avoir une quelconque relation avec les Pharmacichthyidae.

Il est possible, en effet, que les Chaetodontidae puissent être rapprochés des Pycnosteroididae (M. GAUDANT, 1979). Par ailleurs, si la larve d'Acanthuridae est caractérisée par une épine dorsale présentant des crochets, on peut cependant remarquer que les larves possèdent fréquemment des épines plus ou moins crénelées [McKENNEY (1959 : 174)]. Enfin, la phylogénie des Zéiformes repose tout d'abord sur la définition de la monophylie de cet ordre, composé par trois familles, les Zeidae, les Oreosomatidae et les Caproidae. F. C. STINTON (1967) a suggéré pour cette dernière, sur la base de la morphologie des otolithes, des relations phylogénétiques avec les Trachichthyidae. Les Zeidae (et très probablement les Oreosomatidae) semblent quant à eux devoir être rattachés plus ou moins directement aux Aipichthyidae.

Il semble possible, au contraire, de suggérer des relations phylogénétiques étroites entre les Pharmacichthyidae et les Carangidae. L'étude anatomique des Eurypterygii (M. GAYET, 1979) vient corroborer cette hypothèse. En effet, il semble que la morphologie de cet os soit constante (ou d'évolution suivie) au sein d'un même clade. C'est ainsi que

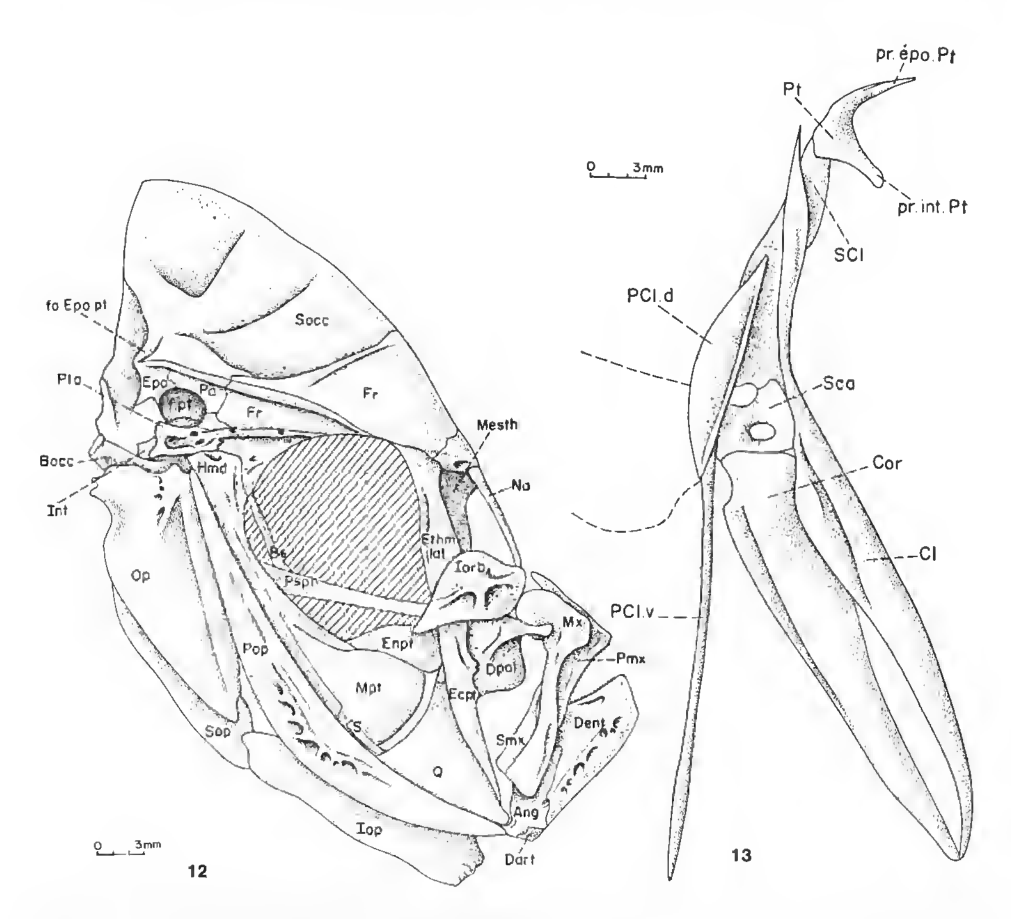



FIG. 12 et 13. — 12, *Scyris alexandrinus*, vue générale de la tête ; 13, *Scyris alexandrinus*, ceinture scapulaire en vue externe. Collection personnelle.

les ptérotiques des Carangidae (*ibid.*, fig. 12 et 13) présentent une configuration semblable à celle des Pharmacichthyidae (*ibid.*, fig. 1).

Chez *Velifer* (Lampridiformes), le canal sensoriel est abrité dans une étroite gouttière, entièrement ouverte latéralement. Néanmoins malgré la présence de cette ouverture, sa position (latérale) rapproche davantage le ptérotique de *Velifer* de ceux des Carangidae (dont les différents pores de sortie du canal sensoriel sont tous en position latéro-externe), que de ceux des Aipichthyidae. Par ailleurs, le bord inférieur de cette gouttière n'est pas échancré — comme cela a pu être observé chez *Aipichthys* — pour le passage de la branche sensorielle se dirigeant vers le préopercule.

L'opinion de C. Patterson (1968), selon laquelle *Pharmacichthys* serait le plus ancien Lampridiforme connu, ne peut pas être éliminée définitivement. En effet, la comparaison de ce genre avec *Velifer* (forme la plus généralisée des Lampridiformes) a montré que la position de l'ectoptérygoïde et du dermopalatin par rapport à l'ethmoïde latéral pouvait être comparée à celle connue chez *Pharmacichthys*. Cependant aucune autre synapomorphie ne peut être décelée (si ce n'est l'hypurostégie). En conséquence, il paraît préférable d'abandonner momentanément l'hypothèse selon laquelle *Pharmacichthys* pourrait se situer à la base de la lignée des Lampridiformes.

En conséquence, deux des caractères observés rapprochant *Pharmacichthys* des Carangidae, il nous a paru justifié d'établir une comparaison plus poussée entre ce genre et certains Carangidae, parmi lesquels une attention plus particulière a été accordée au genre *Scyris*. En effet, *Pharmacichthys* et *Scyris* possèdent en commun les caractères spécialisés suivants :

1. Forme générale trapue (presque « carrée ») du corps, principalement chez *Pharmacichthys* sp. du Liban (M. Gaudant, 1979).
2. Allongement du museau vers l'avant et vers le bas (fig. 12).
3. Parasphénoïde de forme sigmoïde en vue latérale.
4. Nasaux très longs et minces.
5. Mandibule haute et courte, portant de nombreux pores très gros correspondant au canal mandibulaire, et une profonde dépression permettant l'insertion des ligaments de la lèvre.
6. Allongement de l'extrémité dorsale du cleithrum (fig. 13) qui se termine en une pointe très effilée (dépassant la colonne vertébrale chez *Pharmacichthys*).
7. Hypurostégie des rayons caudaux (fig. 14).
8. Fusion du stégural (*St*) avec le complexe uroterminal (*PU1+U1*). (Chez *Scyris*, ce caractère est plus accusé puisque l'on observe la fusion de ce stégural avec le complexe uro-pseudurostylaire (*U2+Ur*). Par ailleurs les hypuraux sont fusionnés en deux plaques correspondant aux deux lobes caudaux.)

Par plusieurs caractères, *Pharmacichthys* parait plus primitif que les Carangidae. Outre son squelette caudal, *Scyris* est plus spécialisé par sa mâchoire supérieure à un seul supramaxillaire ; en outre, son maxillaire présente un processus articulaire plus complexe et son prémaxillaire possède trois processus : ascendant (*pr.asc.Pmx*), articulaire (*pr.art.Pmx*) et postmaxillaire (*pr.p.mx.Pmx*). On peut néanmoins remarquer que les processus ascendant et articulaire ne sont pas séparés comme c'est le cas par exemple chez les Béryciformes ou chez les Percopsiformes. Les Carangidae sont également caractérisés par la présence d'épines aux nageoires impaires et aux pelviennes (alors que *Pharmacichthys* en est dépourvu), par le nombre réduit de lépidotriches à la nageoire caudale (17 contre 19 chez *Pharmacichthys*), l'absence de plaques dermiques dorsale et ventrale du squelette caudal (il semble cependant que ces plaques soient en voie de disparition chez *Pharmacichthys*).

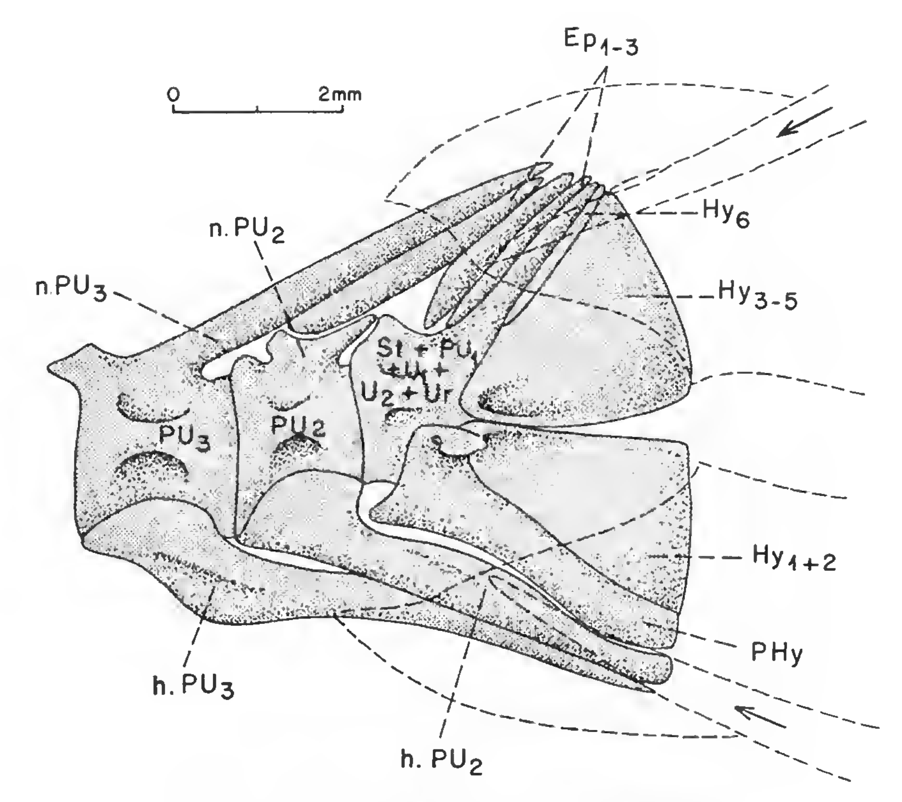



Fig. 14. — *Scyris alexandrinus*, squelette caudal axial.
Collection personnelle.

Parmi les caractères spécialisés des Carangidae (par rapport à *Pharmacichthys*), on peut noter le fait que les épines neurales des premières vertèbres abdominales sont parfaitement soudées, la disparition des épineuraux et enfin la présence d'une crête sagittale dont l'origine est triple.

En conclusion, force est de constater, que les caractères spécialisés communs aux Pharmacichthyidae et aux Carangidae pourraient ne représenter, au moins pour certains d'entre eux, que de simples convergences adaptatives. On remarquera néanmoins que les Carangidae constituent le seul groupe chez lequel l'ectoptérygoïde entre en contact avec l'ethmoïde latéral.

En 1964, C. Patterson suggérait une filiation possible entre *Pharmacichthys* et les Acanthuridae, en se fondant essentiellement sur le fait que *Pharmacichthys* ressemble beaucoup à une larve d'Acanthuridae par ses premiers rayons des nageoires dorsale, anale et pelviennes, tous porteurs de crochets. Nous avons vu, cependant, que l'étude de la région palato-carrée d'*Acanthurus* ne rappelle en rien ce que l'on observe chez *Pharmacichthys*. Il est par ailleurs peu probable que les Balistes puissent dériver des Acanthuridae comme on l'a fréquemment supposé (C. Patterson, 1964 : 402).

L'existence d'une parenté phylogénétique entre *Pharmacichthys* et le sous-ordre des

Balistoidei, a été rejetée par C. Patterson en 1968, en se fondant sur la présence (chez le premier) et l'absence (chez les seconds) d'une hypurostégie des rayons caudaux. Néanmoins nous avons vu que l'ectoptérygoïde des Balistes présente une forme étroite (et non en croissant) passant à l'extérieur du dermopalatin, et, bien qu'il n'existe pas de contact entre cet os et l'ethmoïde latéral, sa configuration rappelle étrangement celle connue chez *Pharmacichthys* et les Carangidae où un tel contact est présent.

D'autres spécialisations rapprochent *Pharmacichthys* de *Rhinecanthus* ; ce sont :

1. La tendance du parasphénoïde à se développer vers le haut (tendance très légère chez *Pharmacichthys* et très marquée chez *Rhinecanthus*).
2. Le développement d'une lame osseuse à l'avant du processus antérieur descendant de l'hyomandibulaire (cet os présentant par ailleurs, dans les deux cas, une double tête articulaire).
3. Le développement d'une suture en zigzag entre les deux cératohyaux.
4. La tendance à l'imbrication des lames mésiales des axonostes proximaux (ce caractère est également présent chez des formes comme *Zanclus* ou *Antigonia*).

Il faut cependant remarquer que *Rhinecanthus*, bien que hautement spécialisé, présente un complexe hémaxanal relativement faible, sans crochet, rappelant les formes les plus évoluées de *Pharmacichthys*. Quant à « l'épine pelvienne » de *Rhinecanthus* (et des Balistes en général), il s'agit d'un lépidotriche articulé (fig. 15) comme chez *Pharmacichthys*.

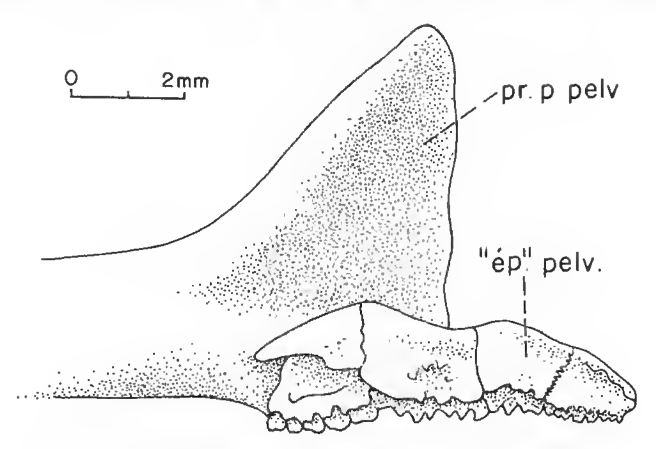



Fig. 15. — *Rhinecanthus aculeatus*, « épine » pelvienne. Collection personnelle.

La recherche de synapomorphies conduit à rapprocher *Pharmacichthys* des Carangidae à partir des caractères suivants :

— présence d'une articulation entre l'ectoptérygoïde et l'ethmoïde latéral (par l'intermédiaire ou non d'un processus),
— « fermeture » de la gouttière du ptérotique,
— allongement de la pointe supérieure du cleithrum,
— hypurostégie des lépidotriches caudaux (argument secondaire).

*Pharmacichthys*, enfin, peut être rapproché des Balistes à partir des caractères spécialisés suivants :

— développement de l'ectoptérygoïde vers l'ethmoïde latéral (mais le contact n'existe pas),
— tendance au développement du parasphénoïde vers le haut,
— présence d'une suture en zigzag entre les deux cératohyaux.

Malgré le hiatus important existant entre *Pharmacichthys* et les deux groupes cités (Carangidae et Balistidae), dans l'hypothèse où aucun argument ultérieur ne viendrait contredire ces interprétations de filiation, force serait alors de supposer que certains groupes de « Perciformes » ont dû se détacher précocement de leur groupe ancestral, ce qui revient à confirmer l'idée déjà formulée par certains auteurs d'une origine polyphylétique des Perciformes.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

GAUDANT, M., 1979. — Étude anatomique, systématique, phylogénétique et paléobiogéographique des Poissons cénomaniens de la Mésogée occidentale, anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. Thèse Doctorat d'État, 14 mars 1979, Paris-VI.

GAYET, M., 1979. — Sur les ptérotiques de certains Poissons Eurypterygii et leur signification phylogénétique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1**, section C, nº 4 : 315-327.

— Contribution à l'étude des Poissons crétacés des Monts de Judée : Première partie les « Acanthoptérygiens ». *Annls Paléont.* (sous presse.)

McKENNEY, T. W., 1959. — Contribution to the life history of the Squirrel fish *Holocentrus vexillarius*. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.*, **9** (2) : 174-221, 12 fig.

PATTERSON, C., 1964. — A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Phil. Trans. Roy. Soc. of London, Biol. Sci.*, ser. B, nº 739, **247** : 213-482, 4 pl.

— 1968. — The caudal skeleton in mesozoic acanthopterygian fishes. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist.*, Geology, **17**, (2) : 102 p., 28 fig., 5 pl.

ROSEN, D. E., & C. PATTERSON, 1969. — The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **141** (art. 3) : 361-474, pl. 52-78, 74 fig.

TAVERNE, L., 1972. — Ostéologie des genres *Mormyrus* Linné, *Mormyrops* Müller, *Hyperopisus* Gill, *Isichys* Gill, *Myomyrus* Boulenger, *Stomatorhinus* Boulenger, *Gymnarchus* Cuvier. Considérations générales sur la systématique des Poissons de l'ordre des Mormyriformes. Musée royal d'Afrique centrale, Sc. Zool., nº 200, 194 p., 115 fig. 2 pl.

STINTON, F. C., 1967. — The otoliths of the Teleostean fish *Antigonia capros* and their taxonomic significance. *Bocagiana*, **13** : 1-7, 2 pl.

*Manuscrit déposé le 14 mai 1979.*

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4ᵉ sér., 1, 1979,
section C, nº 4 : 343-357.

# Squelette axial et endosquelette caudal d'*Amiopsis dolloi*, Amiidé du Wealdien de Bernissart

par Sylvie Wenz *

**Résumé.** — Les caractères posterâniens d'*Amiopsis dolloi*, Amiidé du Wealdien de Bernissart, ont été réexaminés. Malgré les variations intraspécifiques nombreuses affectant le squelette axial et l'endosquelette caudal, il est possible de séparer les trois genres *Vidalamia* — *Urocles* — *Amiopsis* qui représentent trois stades évolutifs successifs, *Vidalamia* étant le plus primitif. Au sein des Amiidés, ces genres sont trop spécialisés pour être à l'origine des lignées conduisant à *Enneles* d'une part, à l'*Amia* actuel d'autre part.

**Abstract.** — The postcranial characteristics of *Amiopsis dolloi*, a Wealdian Amiid fish from Bernissart, have been re-examined. In spite of the numerous intraspecific variations of the axial and caudal skeleton, it is possible to distinguish three genera, *Vidalamia* — *Urocles* — *Amiopsis*, which represent three successive evolutionary stages, *Vidalamia* being the more primitive. Amongst Amiids, these genera are too specialized to be at the origin of the phyla leading to *Enneles* on the one hand, and to present-day *Amia* on the other hand.

---

Dans le cadre d'une étude ostéologique et systématique des Amiidés fossiles, j'ai été conduite à revoir les spécimens du Wealdien de Bernissart. Les Amiidés sont connus dans ce gisement par le seul genre *Amiopsis*, représenté par un grand nombre de spécimens (environ 60) conservés, pour la plupart, en empreinte et contre-empreinte.

Le genre *Amiopsis* a été créé par R. Kner (1863) pour un Amiidé du Crétacé inférieur (? Néocomien) de Monte Santo dans la vallée de l'Isonzo (Yougoslavie) qu'il décrit sous le nom d'*Amiopsis prisca*. A. S. Woodward (1895) n'admet pas la validité du genre *Amiopsis* et considère que le spécimen décrit par Kner ne peut être séparé du genre *Amia*. Par contre, C. Gorjanovik-Kramberger (1895) rattache à l'espèce *A. prisca* des poissons du Crétacé de Mrzlec (situé au pied du Monte Santo près de Salka dans la région de Goricia) et donne une diagnose de l'espèce-type. Considérées comme du Cénomanien à la suite de Gorjanovik-Kramberger, les couches à poissons de Mrzlec ont été rapportées au Turonien par Bardack et Radovic (1973). R. H. Traquair (1910) fait connaître deux nouvelles espèces, *A. dolloi* et *A. lata*, provenant du Wealdien de Bernissart, et soulève le problème de la position systématique des Amiidés purbeckien du Dorsetshire rattachés par Egerton (1858) au genre *Urocles* (*U. austeni* et *U. damoni*). A. S. Woodward (1916-1919) reconnaît la validité du genre *Amiopsis* et lui rapporte les spécimens du Purbeck anglais. P. de Saint Seine (1949) signale la présence d'*Amiopsis* dans le Kimméridgien de Cerin (Ain). S. Lange (1968), après avoir repris la description d'*Urocles*, inclut dans ce genre les spécimens décrits sous les noms de *A. damoni*, *A. austeni* et l'*Amiopsis* sp. de Cerin. L'auteur admet que

* *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

*A. damoni* est une forme de transition entre *Urocles lepidotus* et *A. dolloi* mais qu'elle est plus étroitement liée à *U. lepidotus*.

La confusion qui règne à propos de ces deux genres voisins tient à l'imprécision des diagnoses des anciens auteurs et au mauvais état de conservation des spécimens classiquement rapportés au genre *Amiopsis*. Mon but, dans cette note, n'est pas de résoudre les problèmes systématiques qui se posent, mais de faire connaître les caractères ostéologiques postcrâniens, qui sont les seuls bien conservés, de l'espèce *A. dolloi* en tenant compte des apports de la paléontologie moderne afin de disposer d'une description précise pour des comparaisons ultérieures. Il m'a semblé préférable d'utiliser, au moins provisoirement, les termes d'*Urocles* et d'*Amiopsis* dans leur sens classique et non dans celui de Lange, tout en reconnaissant la validité de son argument concernant le renforcement des parois latérales des vertèbres par des trabécules osseux. En effet, les définitions des anciens auteurs reposent sur la présence (*Amiopsis*) ou l'absence (*Urocles*) de ces trabécules ; mais la mise en évidence par Lange de vertèbres à parois latérales renforcées par des trabécules dans l'espèce-type d'*Urocles*, *U. lepidotus*, tend à minimiser la valeur de ce critère. La révision de l'espèce-type d'*Amiopsis prisca* et du matériel de Gorjanovic-Kramberger, la description en cours d'un nouveau matériel provenant du Jurassique supérieur du Montsech (Province de Lérida, Espagne) permettront sans doute de définir les genres *Urocles* et *Amiopsis*. Par contre le spécimen signalé sous le nom d'*Amiopsis* sp. par Saint Seine est bien un *Urocles* (*U. altivelis* pour Lange) ; l'état défectueux de ce spécimen interdit toute détermination spécifique.

Deux espèces ont été décrites à Bernissart, *A. dolloi* et *A. lata*. Cette dernière est insuffisamment définie, car fondée sur des différences de proportions qui pourraient dépendre du mode de fossilisation. Il est possible, mais non démontré étant donné l'état défectueux du matériel, que *A. lata* soit synonyme de *A. dolloi*. Tous les spécimens cités dans cette note se rattachent à une seule et même espèce et représentent, d'après les critères de Traquair, *A. dolloi*.

## ACTINOPTERYGII

### Amiiformes

### Amiidae

### **AMIOPSIS** Kner, 1863

### **Amiopsis dolloi** Traquair, 1910

Traquair (1910) a donné deux reconstitutions du corps (exosquelette et endosquelette) qui peuvent être précisées sur certains points, notamment en ce qui concerne le squelette axial.

#### Corps et nageoires

La reconstitution du corps d'*Amiopsis dolloi* de Traquair est, dans l'ensemble, correcte. Pour la facilité des comparaisons avec les Amiidés décrits par la suite, je préciserai les

points suivants. *A. dolloi* se signale à l'attention par un corps trapu, très légèrement fusiforme : la longueur de la tête, mesurée de l'extrémité du museau au bord postérieur de l'opercule, représente un peu moins du tiers de la longueur standard et est égale à la hauteur maximum du corps qui est atteinte à mi-distance entre la tête et la nageoire dorsale. La hauteur du pédoncule caudal représente environ les deux tiers de la hauteur maximum.

La nageoire pectorale est insérée bas, au niveau du profil abdominal. La nageoire pelvienne est insérée à mi-distance entre les pectorales et l'anale. Elle débute à la verticale du centre vertébral 15 ou 16 et précède la dorsale de la valeur de 2-3 centres.

La nageoire dorsale est reculée, reportée sur la deuxième moitié de la longueur standard. Elle est courte et s'étend au-dessus de 5 centres vertébraux monospondyles et de 4 centres diplospondyles (8 demi-centres). Les axonostes sont au nombre de 16, occasionnellement 15 ou 17.

La nageoire anale débute à la verticale de la troisième vertèbre diplospondyle ; elle est donc opposée aux derniers rayons de la dorsale. Elle s'étend sur la longueur de 4 vertèbres diplospondyles. Le nombre des axonostes atteint 8, exceptionnellement 9.

### Squelette axial

Comme chez tous les Amiidés, le squelette axial d'*A. dolloi* peut être décomposé en une région monospondyle antérieure, diplospondyle moyenne et à nouveau monospondyle postérieure. La monospondylie ne coïncide exactement ni avec la séparation classique en vertèbres abdominales et en vertèbres caudales (les premières vertèbres caudales étant encore monospondyles), ni avec le territoire ural.

L'estimation du nombre respectif de vertèbres de chacune de ces régions varie d'un spécimen à l'autre pour les raisons suivantes :

— Un certain nombre de vertèbres monospondyles sont cachées par les os operculaires. Dans la plupart des cas il s'agit donc d'une estimation du nombre des vertèbres et non d'une observation (remarque valable pour le travail de S. Lange (1968) sur *Urocles*).

— La bifurcation de l'artère caudale, définissant le premier hypural, partant la première vertèbre urale, est difficile, pour ne pas dire impossible, à observer sur un matériel fossile en l'absence de tout autre critère de détermination (cf. p. 346). L'approximation entre épine hémale et hypural sûr sera de l'ordre d'une ou deux vertèbres selon les cas.

Aux causes d'erreurs dues à l'état de conservation d'un matériel fossile, s'ajoutent les fluctuations inhérentes aux variations individuelles particulièrement fréquentes chez les Amiidés (fusion de deux ou de plusieurs demi-centres consécutifs, altération des rapports centres-arcs neuraux). Ces difficultés devront être présentes à l'esprit dans toute comparaison avec les formes voisines précédemment décrites.

Compte tenu de ces observations, le nombre total des vertèbres oscille chez *A. dolloi* de 48 à 50 vertèbres dont 22 à 23 abdominales. Ce nombre se décompose en 26-27 vertèbres monospondyles (région abdominale et caudale antérieure), 12-13 vertèbres diplospondyles (région caudale) et 10-11 centres monospondyles (région préurale et urale). La région diplospondyle elle-même se décompose en 15-17 demi-centres à diplospondylie normale (alternance de demi-centres dépourvus d'arcs et de demi-centres supportant arcs neuraux et arcs hémaux) et 6-8 demi-centres à diplospondylie alternée (les demi-centres portant alter-

nativement l'arc neural ou l'arc hémal). Les deux derniers demi-centres sont souvent fusionnés en une vertèbre monospondyle précédant la vertèbre urale présumée. Les proportions respectives des régions caractérisées par une diplospondylie normale ou alternante sont différentes de ce que l'on relève sur la figure de TRAQUAIR.

Les vertèbres sont profondément amphicoeles, la perforation notochordale est petite. Les parois vertébrales sont épaisses et creusées de fossettes relativement peu nombreuses, régulières, étirées antéro-postérieurement et profondes.

*Vertèbres abdominales* : Elles sont toutes monospondyles, aussi hautes que longues. Les épines neurales sont courtes et paires. Les supraneuraux associés aux épines neurales se prolongent jusqu'au niveau des 3-4 premiers axonostes de la nageoire dorsale. Les côtes sont très courtes et n'atteignent pas le bord ventral de la cavité abdominale.

*Vertèbres caudales* : Les deux à quatre premiers centres sont monospondyles et sont identiques à ceux de la région abdominale ; les arcs hémaux sont refermés en un canal hémal. Les vertèbres suivantes sont diplospondyles : diplospondylie de type normal dans la région antérieure, de type alternant dans la région postérieure. Les demi-centres diplospondyles sont plus hauts que longs, mais la longueur totale de deux demi-centres consécutifs est plus élevée que celle d'un centre monospondyle. Les épines neurales droite et gauche sont soudées et nettement plus longues que dans la région abdominale, les épines hémales sont elles aussi plus allongées. L'ornementation des parois latérales des vertèbres est comparable tout au long du squelette axial.

### ENDOSQUELETTE DE LA NAGEOIRE CAUDALE

Le squelette axial se relève brusquement vers le haut ; la plupart des éléments endosquelettiques participant au support des lépidotriches de la nageoire caudale sont hypochordaux, épines hémales + hypuraux, et les modifications affectant ces éléments se font très progressivement. Seule la bifurcation de l'artère caudale permet de distinguer le territoire ural du territoire préural. Les autres critères de détermination utilisables chez les Téléostéens (présence d'un groupe hypural $_1$ + hypural $_2$ infradiastémique, présence d'une gouttière de la face latérale du premier hypural et d'un processus osseux surmontant la bifurcation de l'artère caudale) n'existent pas au stade holostéen.

*Centres vertébraux* : Les rapports arcs-centres sont souvent irréguliers dans la région préurale + urale. Un cas moyen où il entre, semble-t-il, un minimum de modifications est illustré par l'exemplaire P 3359 (cf. fig. 1 ; pl. II, a). On rencontre alors de l'avant vers l'arrière les catégories vertébrales suivantes :

— trois demi-centres portant à la fois l'arc neural et l'arc hémal ou dépourvus d'arcs (diplospondylie normale) ;

— six demi-centres portant soit l'arc neural soit l'arc hémal (diplospondylie alternante) ;

— une vertèbre monospondyle supportant un arc hémal et à laquelle est appendue la dernière épine hémale sûre ;

— un centre dépourvu d'arc neural, et supportant un élément hypochordal qui représente, vraisemblablement, la dernière épine hémale.

— un centre interprété ici comme le premier centre ural qui porte les deux premiers hypuraux et un arc neural ; il est suivi de huit petits centres uraux.

Il faut noter cependant que le premier hypural sûr, identifié d'après la configuration de son extrémité proximale, chevauche deux centres consécutifs, ce qui rend aléatoire la détermination du premier centre ural. La numérotation des centres uraux sera modifiée suivant les rapports du premier hypural et suivant la nature réelle de l'élément noté ici, épine hémale (? EH). Compte tenu de cette incertitude il existe 9-10 centres uraux.

On retrouve une disposition voisine sur l'individu P 3360 (fig. 2). Chez ce spécimen le centre auquel est appendu le premier hypural sûr supporte lui aussi un arc neural et deux éléments hypochordaux représentant tous les deux des hypuraux. Le nombre des centres uraux atteint 11.

Sur le spécimen P 3358 (cf. fig. 3, pl. 1, b) des fusions de deux demi-centres consécutifs interviennent dans la région caractérisée par la diplospondylie alternante et aboutissent au schéma suivant : une vertèbre monospondyle ($PU_5$) ; deux demi-centres portant l'un l'arc neural, l'autre l'arc hémal ($PU_4$) ; une vertèbre monospondyle ($PU_3$) ; les deux centres suivants ($PU_{1+2}$ et $U_1$) portent chacun deux éléments hypochordaux et un arc neural. Les fusions semblent se répéter au niveau des vertèbres urales.

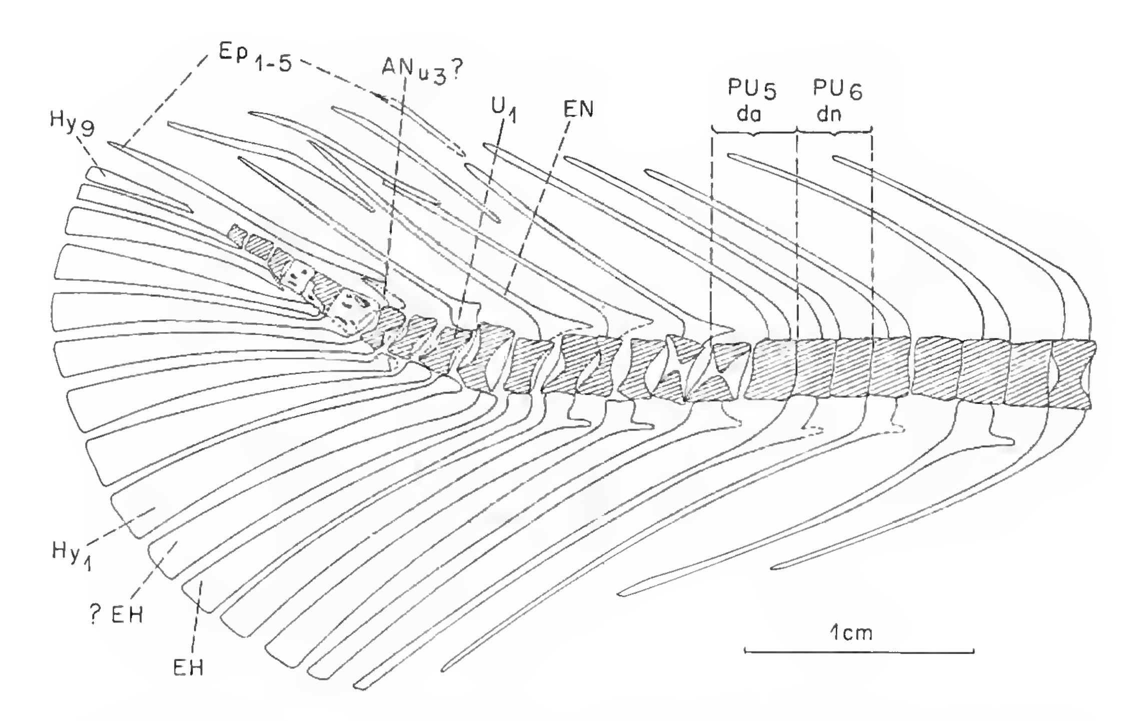



Fig. 1. — *Amiopsis dolloi* : endosquelette caudal (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, P 3359).

$AN_{u3}$, arc neural du centre ural 3 ; da, vertèbre à diplospondylie alternante ; dn, vertèbre à diplospondylie normale ; EH, épine hémale ; EN, épine neurale ; Ep, épural ; Hy, hypural, PU, vertèbre préurale ; U, vertèbre urale.

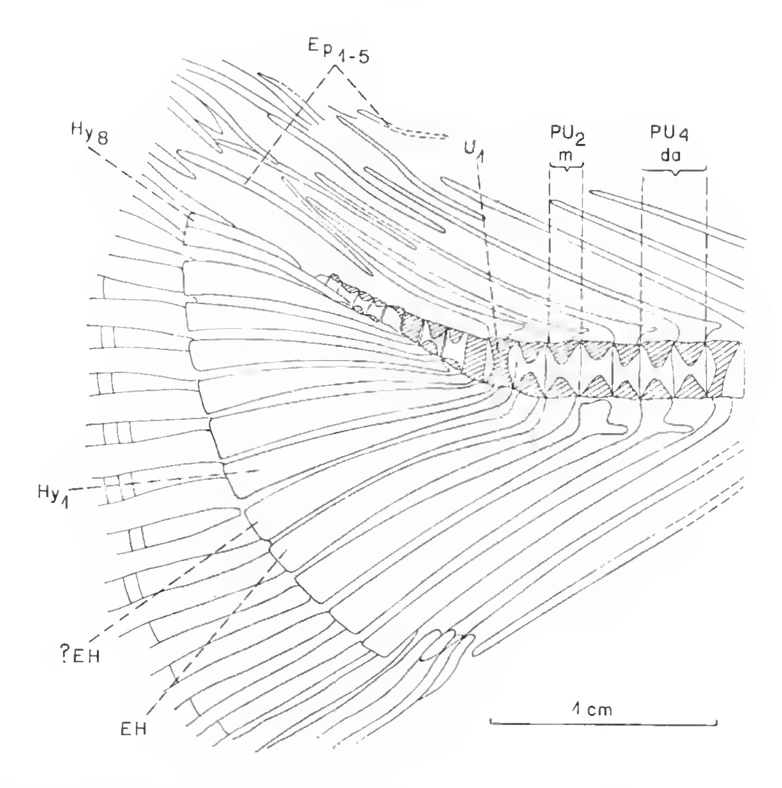



Fig. 2. — *Amiopsis dolloi* : endosquelette caudal (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, P 3360).
da, vertèbre à diplospondylie alternante ; EH, épine hémale ; Ep, épural ; Hy, hypural ; m, vertèbre monospondyte ; PU, vertèbre préurale ; U, vertèbre urale.

*Épines hémales et hypuraux* : Si le nombre respectif des centres et des demi-centres et si les rapports arcs-centres sont l'un et l'autre sujets à variations, le nombre total des éléments hypochordaux reste relativement constant. On compte quinze éléments dans la plupart des cas, seize de façon plus exceptionnelle. Compte tenu des difficultés déjà signalées pour distinguer la région urale de la région préurale, ces éléments se répartissent comme suit : 6-7 épines hémales suivies de 9-8 hypuraux (15 éléments au total) ou 10-9 hypuraux (16 éléments au total). La morphologie de la première épine hémale participant au support des lépidotriches est très voisine de celle des épines du tronc. L'épine entre, par définition, en rapport avec le ou les premiers lépidotriches du bord ventral de la nageoire et elle est plus longue. Les épines qui lui font suite s'élargissent et s'aplatissent progressivement. L'ensemble des éléments hypochordaux se raccourcit régulièrement vers l'arrière tout en changeant d'orientation par suite du relèvement du rachis : les trois derniers hypuraux sont beaucoup plus courts et orientés horizontalement ou vers le haut de la nageoire. Il résulte de cette disposition que l'ensemble des bords postérieurs des épines hémales et des hypuraux dessine un arc de cercle régulier à fort rayon de courbure. Les extrémités proximales

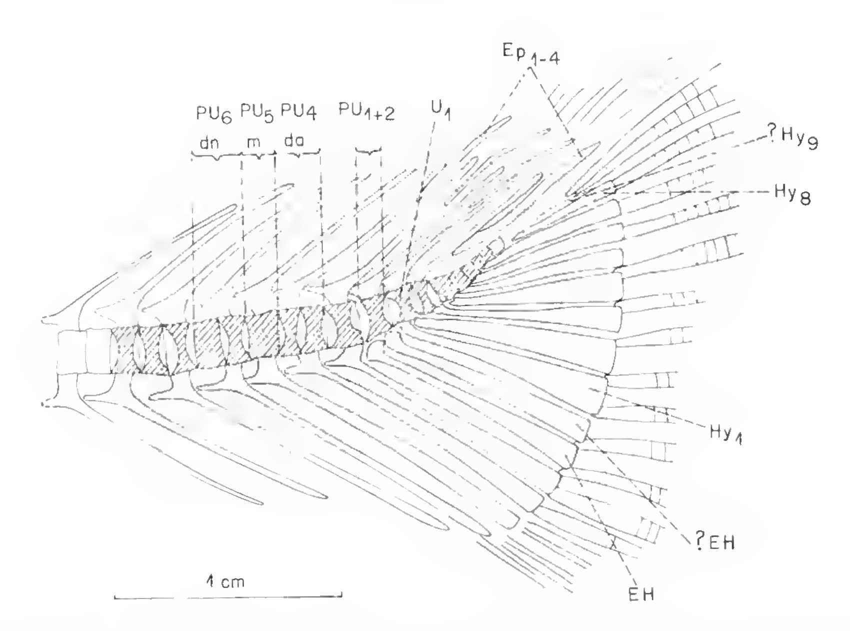



FIG. 3. — *Amiopsis dolloi* : endosquelette caudal (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, P 3358).
da, vertèbre à diplospondylie alternante ; dn, vertèbre à diplospondylie normale ; EH, épine hémale ; Ep, épural ; Hy, hypural ; m, vertèbre monospondyle ; PU, vertèbre préurale ; U, vertèbre urale.

des épines hémales sont pourvues d'un long processus dirigé vers l'avant qui vient au contact du bord postérieur de l'épine précédente, processus identiques à ceux des épines hémales de la région troncale. Ces processus disparaissent vers l'arrière et la tête des éléments est de moins en moins bien individualisée. Les épines hémales et les hypuraux sont en rapport de contiguïté avec les centres vertébraux ou sont décrochés des centres (éléments postérieurs) mais ils ne sont jamais fusionnés aux centres.

*Arcs neuraux, épines neurales, épuraux* : Arcs neuraux et épines neurales sont plus régulièrement distribués que les éléments hypochordaux. Un demi-centre sur deux est surmonté par une paire d'arcs neuraux prolongée par une épine neurale impaire. Des phénomènes de fusion peuvent cependant altérer la diplospondylie vertébrale (cf. fig. 3). Toutes les épines neurales de l'endosquelette caudal sont bien développées et présentent une longueur comparable à celle des épines troncales. Seul l'individu P 3359 (fig. 1) fait exception. Arcs neuraux et épines neurales se poursuivent jusqu'au niveau de la vertèbre urale 1 ; occasionnellement il existe une unité supplémentaire, non réduite, en arrière de cette dernière (cf. fig. 3).

Les épuraux sont des pièces impaires au nombre de 4-5. L'épural antérieur (Ep 1) est réduit, indépendant de l'épine neurale correspondante et situé dans son prolongement. Présent chez la plupart des individus, il semble disparaître dans quelques cas exceptionels. Chacun des trois épuraux suivants (Ep 2-4) est une simple baguette, coudée, de section arrondie, dont l'extrémité proximale double l'extrémité distale de l'épine neurale corres-

pondante. Ils sont tous les trois sensiblement de même longueur. L'épural terminal (Ep 5) est bien individualisé par rapport à ceux qui le précèdent. Il est rectiligne, à la fois plus long et plus robuste, sa face inférieure est excavée sur toute sa longueur par une gouttière. La nature impaire indubitable de cet élément, sa position et ses rapports avec l'épine neurale terminale montrent que, malgré ses caractères propres, cet élément doit être considéré comme un épural.

### Exosquelette

Le bord postérieur de la nageoire caudale est arrondi. L'exosquelette comprend des lépidotriches insegmentés au nombre de 6-8 au bord dorsal de la nageoire, 2-3 au bord ventral, et des lépidotriches segmentés transversalement et pour la plupart dichotomes au nombre de 18-20. Des traces de segmentations transversales peuvent apparaître occasionnellement à l'extrémité distale du lépidotriche insegmenté postérieur du bord dorsal. Le premier, ou les deux premiers lépidotriches segmentés transversalement, tant au bord dorsal qu'au bord ventral de la nageoire, ne sont pas divisés longitudinalement. Les lépidotriches insegmentés dorsaux et les deux premiers lépidotriches segmentés qui leur font

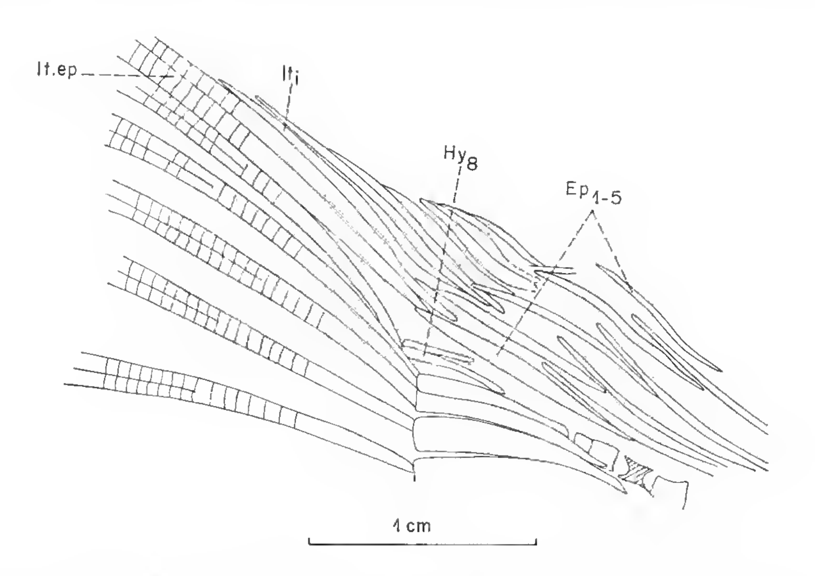



Fig. 4. — *Amiopsis dolloi* : détail des rapports exosquelette et endosquelette caudal (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, P 3357).

Ep, épural ; Hy, hypural ; $lt_i$, lépidotriche insegmenté ; lt.ep, lépidotriche épichordal.

suite dépendent du territoire épichordal de l'endosquelette caudal (fig. 4). Dans la région moyenne de la nageoire il y a concordance entre le nombre des lépidotriches et celui des éléments endosquelettiques de soutien. La correspondance un à un est altérée au niveau des premières épines hémales et des derniers hypuraux.

### Rapports et différences

Le squelette axial d'*A. dolloi* est caractérisé par :

a — la présence de centres vertébraux ossifiés ;

b — la différenciation du squelette en une région monospondyle (abdominale + caudale antérieure) et une région diplospondyle ;

c — la différenciation de la région diplospondyle en diplospondylie normale et alternante ;

d — la présence de parois latérales des vertèbres creusées de fossettes séparées par de petits trabécules et non lisses.

L'endosquelette caudal d'*A. dolloi* est caractérisé par :

e — le nombre élevé des vertèbres urales (9-11), endosquelette polyural au sens de Nybelin (1963, 1977) ;

f — la présence d'un arc neural et d'une longue épine neurale sur le centre ural 1 ; un arc neural et une épine neurale plus ou moins complète existent occasionnellement en arrière du centre ural 1 ;

g — le nombre total des éléments hypochordaux de soutien s'élevant à 15-16 et se répartissant en 6-7 épines hémales suivies de 9-8 ou 10-9 hypuraux ;

h — tous les hypuraux autogènes, décrochés des centres uraux ;

i — le nombre des épuraux s'élèvant à 5, occasionnellement 4 ;

j — le lobe épichordal formé de lépidotriches insegmentés (8 au plus) et de deux lépidotriches segmentés.

Le squelette axial et l'endosquelette caudal des Amiidés sont connus avec quelques précisions chez les genres du Jurassique supérieur européen *Urocles* (cf. Nybelin, 1963, 1977 ; Lange, 1968), *Vidalamia* (cf. Wenz, 1971), de l'Aptien de Ceara *Enneles* (cf. Wenz, 1977) et chez l'*Amia* actuel (cf. Nybelin, 1963, 1977).

La présence de centres vertébraux ossifiés (a) et la différenciation du squelette axial en régions monospondyle et diplospondyle (b) caractérisent tous les Amiidés, exception faite de *Liodesmus*, genre du Jurassique supérieur de Bavière, très mal connu, mais ayant retenu plusieurs traits primitifs dont l'absence de centres vertébraux ossifiés. Des vertèbres urales dépourvues d'arcs neuraux ossifiés ont conduit Patterson (1973) à maintenir ce genre parmi les Amiidés. Il s'agit d'un genre peu ossifié dont la position systématique, dans l'état actuel de nos connaissances, demande à être confirmée. La différenciation de la région diplospondyle en diplospondylies normale et alternante (c) se retrouve chez *Vidalamia* et *Urocles* par opposition à *Enneles* et *Amia*. La nature des parois latérales des vertèbres (d), lisses ou renforcées, varie au sein d'un même genre chez des espèces aussi proches l'une de l'autre que *U. lepidotus* (renforcées) et *U. elongatus* (lisses). Des vertèbres à parois lisses existent chez *Enneles* et *Sinamia*.

Le nombre de vertèbres urales (e) est élevé chez les Amiidés avec un maximum relevé chez *Vidalamia* (18) et un minimum chez *Amia* (8). La tendance à la diminution se manifeste chez *Urocles*, *U. elongatus* (au moins 9) et *U. lepidotus* (13 d'après Nybelin, j'ai relevé un chiffre moins élevé 9-10 sur plusieurs spécimens) et chez *Amiopsis* (11). Le nombre de vertèbres urales peu élevé figuré ici chez *U. elongatus* (fig. 5) est dû à un défaut de fossilisation. *Enneles* retient un nombre relativement important de vertèbres urales (13).

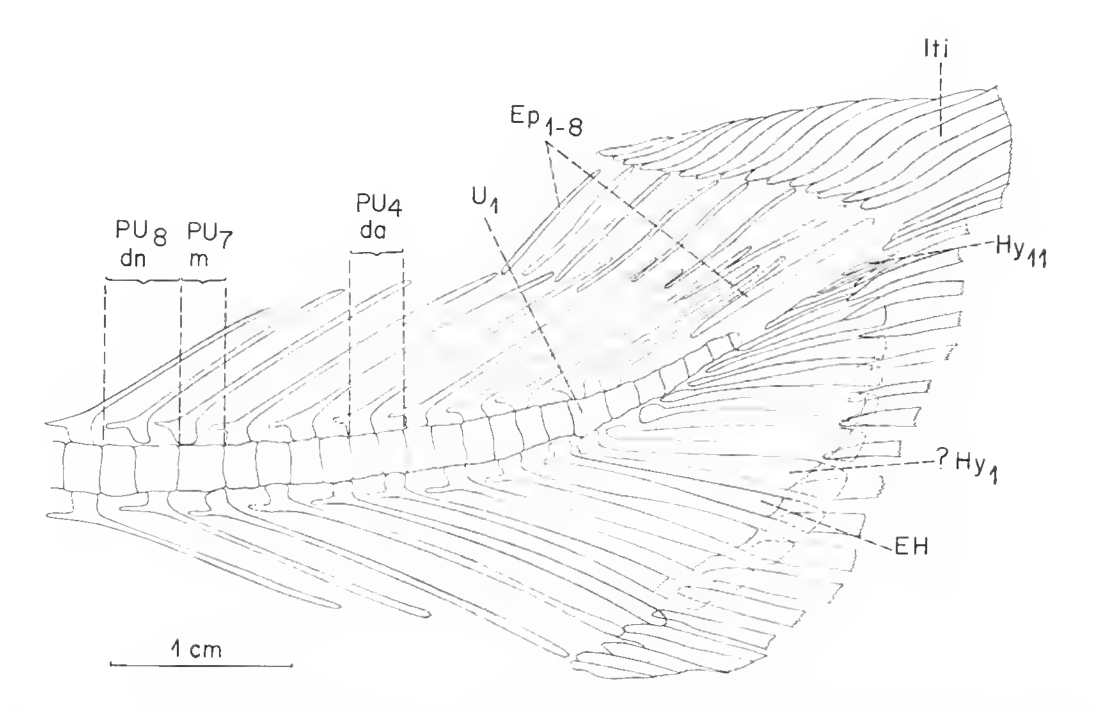



Fig. 5. — *Urocles elongatus* : endosquelette caudal (Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, CRN 5). da, vertèbre à diplospondylie alternante ; dn, vertèbre à diplospondylie normale ; EH, épine hémale ; Ep, épural ; Hy, hypural ; lti, lépidotriche insegmenté ; m, vertèbre monospondyle ; PU, vertèbre préurale ; U, vertèbre urale.

Mis à part *U. lepidotus* figuré par Nybelin (1977), la vertère urale 1 porte, chez tous les Amiidés étudiés ici, un arc neural suivi d'une longue épine neurale (f). Chez *Enneles*, il existe 3 arcs neuraux, les deux premiers complets, le dernier étant dépourvu d'épines. Il existe deux arcs neuraux uraux chez *U. elongatus*, il en existe également deux de façon occasionnelle chez *Amia* (cf. Nybelin) et chez *Amiopsis* (fig. 1 et 3) où ils sont plus ou moins complets. La disposition primitive est représentée par un nombre élevé d'arcs neuraux aux vertèbres urales. On observe une certaine variation intraspécifique à ce niveau de l'endosquelette caudal.

Un nombre total d'éléments hypochordaux (épines hémales + hypuraux) élevé, comprenant de nombreux hypuraux, se retrouve chez *Vidalamia* et *Amia*, 20 éléments hypochordaux dont 11 hypuraux chez *Vidalamia*, 19-20 dont 9-10 hypuraux chez *Amia*. Une tendance à la diminution se manifeste chez *U. elongatus* (total de 17 éléments dont 11 hypuraux), *U. lepidotus* (total de 17 dont 9 hypuraux) et *Amiopsis dolloi* (total de 15-16 dont 9 hypuraux). *Enneles* marque la tendance maximum à la réduction avec un total de 14 éléments hypochordaux dont 8 hypuraux.

Les hypuraux sont tous autogènes (h) chez *Vidalamia*, *Urocles*, *Amiopsis* et *Enneles*. Ils sont fusionnés aux centres uraux à partir du centre ural 2 uniquement chez *Amia*.

Le nombre des épuraux (i) est l'un des éléments les plus stables de l'endosquelette caudal. Il montre une tendance à la réduction dans la série morphologique *Vidalamia* (10), *U. elongatus* (8), *U. lepidotus* (6) et *Amiopsis* (5). Les épuraux sont réduits au nombre de 4 chez *Amia*. Le maximum de réduction est atteint par *Enneles* avec 3 épuraux.

Le nombre des lépidotriches du lobe épichordal, notamment le nombre des lépidotriches insegmentés (j) semble lié au nombre des épuraux et non à l'extension de la nageoire dorsale comme l'a supposé PATTERSON (1973). Le nombre des épuraux et des lépidotriches insegmentés est réduit chez *Amia* et *Enneles*. La nageoire dorsale est allongée chez *Amia*, courte et avancée chez *Enneles*. Le nombre des lépidotriches insegmentés et l'extension de la nageoire dorsale sont mal connus chez *Vidalamia*. Le nombre des lépidotriches insegmentés s'élève à 14 chez *U. elongatus*, 11 chez *U. lepidotus* et 8 chez *Amiopsis* ce qui correspond à une réduction des épuraux. La nageoire dorsale est courte et avancée et manifeste elle aussi une tendance à la réduction avec 21 axonostes chez *U. elongatus*, 18 chez *U. lepidotus* et 16 chez *Amiopsis*.

Les Amiidés sont caractérisés par des variations intraspécifiques nombreuses du squelette axial (fusion de centres vertébraux), instabilité qui se manifeste également au niveau de l'endosquelette caudal. Les variations portent sur le nombre de vertèbres urales, la présence d'arcs neuraux au-delà de la vertèbre urale 1, les arcs présentant des épines neurales plus ou moins complètes, la fusion de centres vertébraux ou de demi-centres vertébraux. Cette fusion a été observée chez *Amia* dans la région préurale, ainsi que chez *Amiopsis* à titre plus exceptionnel. Il est possible que la fusion de U1 + PU 1 signalée chez *U. lepidotus* par NYBELIN relève de la variation individuelle. Le nombre des hypuraux et des épuraux semble l'élément le plus stable de l'endosquelette caudal des Amiidés.

## CONCLUSIONS

En ce qui concerne le squelette axial et l'endosquelette caudal, les Amiidés *Vidalamia catalunica*, *Urocles elongatus*, *Urocles lepidotus* et *Amiopsis dolloi* sont des genres proches l'un de l'autre. *Vidalamia* présente l'endosquelette caudal le plus primitif, *Amiopsis* le plus évolué. *Enneles audax* et *Amia calva* ont tous deux retenu des caractères primitifs, *Enneles* au niveau du nombre élevé des centres uraux et de la persistance d'arcs neuraux complets sur plusieurs vertèbres urales, *Amia* au niveau du nombre élevé d'éléments hypochordaux. Ils sont tous deux caractérisés par une réduction du nombre des épuraux.

Les Amiidés sont caractérisés par l'instabilité des structures du squelette axial et de l'endosquelette caudal, se traduisant par de nombreuses variations intraspécifiques par opposition à la stabilité apparente ou réelle des Téléostéens.

## Remerciements

Je tiens à exprimer ma reconnaissance au Dr P. BULTYNCK, Chef de la section des vertébrés fossiles à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, qui a bien voulu me prêter les spécimens qui font l'objet de la présente note, et au Dr L. TAVERNE, qui a facilité mon travail lors de mes passages à Bruxelles. Je remercie M[me] F. PILARD, dessinatrice, et M. D. SERRETTE, photographe, qui ont réalisé l'illustration.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


Bardack, D. et J. Radovcic, 1973. — Preliminary report on fossil fishes from Cretaceous of the Adriatic zone (Yugoslavia). *Geološki Vjesn.*, Zagreb : 273-278.

Egerton, P., 1858. — British fossils, Dec IX. *Megalurus damoni*, *Megalurus austeni*. *Mem. geol. Surv. U.K.* : 5 p., 2 pl.

Gorjanovic-Kramberger, 1895. — Fosilne-Ribe Komena, Mrzleka, Hvara i M. libanona uz dodatak o oligocenskim ribama Tüffern, Zagora i Trifalja. *Djela jugosl. Akad. Znan. Umjetn.*, **16** : 12-18.

Kner, R., 1863. — Über einige fossile Fische aus den Kreide-und Tertiärschichten von Comen und Podsused. *Sber. Akad. Wiss. Wien.*, (Math.-Naturw.) Cl., **48** : 126-148, 3 pl.

Lange, S., 1968. — Zur Morphologie und Taxonomie der Fischgattung *Urocles* aus Jura und Kreide Europas. *Palaeontolographica*, Abt. A, **131** : 78 p., 13 fig., 5 pl.

Nybelin, O., 1963. — Zur Morphologie und Terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygier. *Arch. Zool.*, ser 2, Bd 15, n° 35 : 485-516, 22 fig.

— 1977. — The polyural Skeleton of *Lepisosteus* and certain other Actinopterygians. *Zool. Scripta*, **6** : 233-244, 9 fig.

Patterson, C., 1973. — Interrelationships of holosteans. *In* : Interrelationships of fishes, ed. P. H. Greenwood, R. S. Miles et C. Patterson, Academic Press, London : 233-305, 27 fig.

Saint Seine, P. de, 1949. — Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, **2** : 357 p., 120 fig., 26 pl.

Traquair, R. H., 1910. — Les poissons wealdiens de Bernissart. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **6** : 65 p., 21 fig., 12 pl.

Wenz, S., 1971. — Anatomie et position systématique de *Vidalamia*, Poisson holostéen du Jurassique supérieur du Montsech (Province de Lérida, Espagne). *Anuls Paléont.* (Vert.), **56** (1) : 42-62, 3 fig., 2 pl.

— 1977. — Le squelette axial et l'endosquelette caudal d'*Enneles audax*, poisson Amiidé du Crétacé de Ceara (Brésil). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3ᵉ sér., n° 490, Sci. Terre 67 : 341-348, 1 fig., 1 pl.

Woodward, A. S., 1895. — Catalogue of the fossil fishes in the British Museum, Pt III. 545 p., 45 fig., 18 pl.

— 1916-1919. — The fossil Fishes of the English Wealden and Purbeck formations. Palaeontogr. Soc., 148 p., 41 fig., 26 pl.

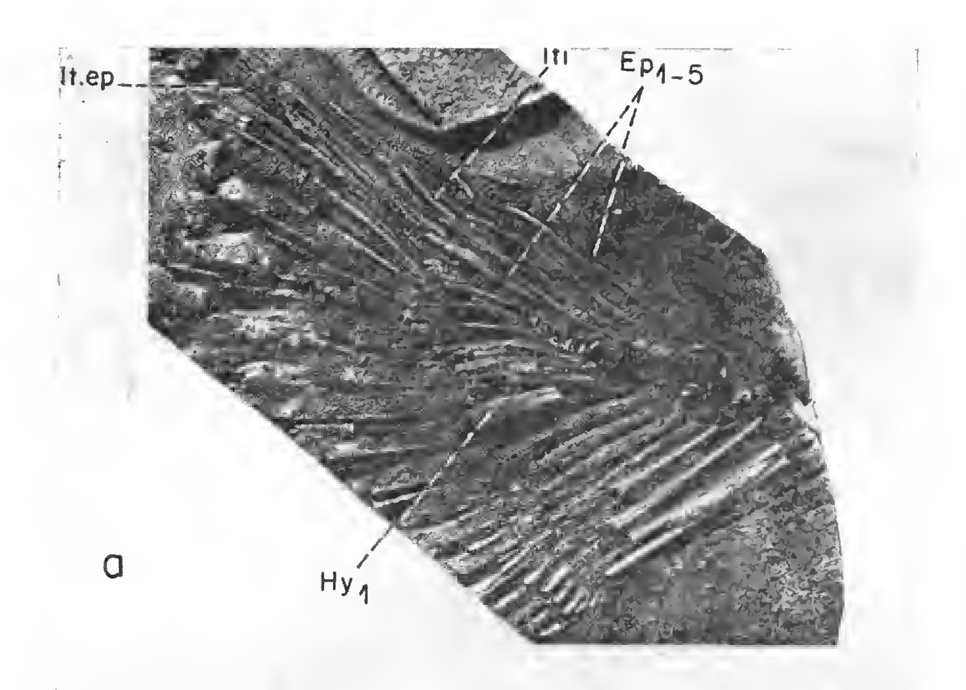

*Manuscrit déposé le 3 avril 1979.*

---

### PLANCHE I

a. — *Amiopsis dolloi* : endosquelette caudal (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, P 3357).
b. — *Amiopsis dolloi* : endosquelette caudal (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, P 3358).

EH, épine hémale ; Ep, épural ; Hy, hypural ; lti, lépidotriche insegmenté ; lt.ep, lépidotriche épichordal ; U, vertèbre urale.



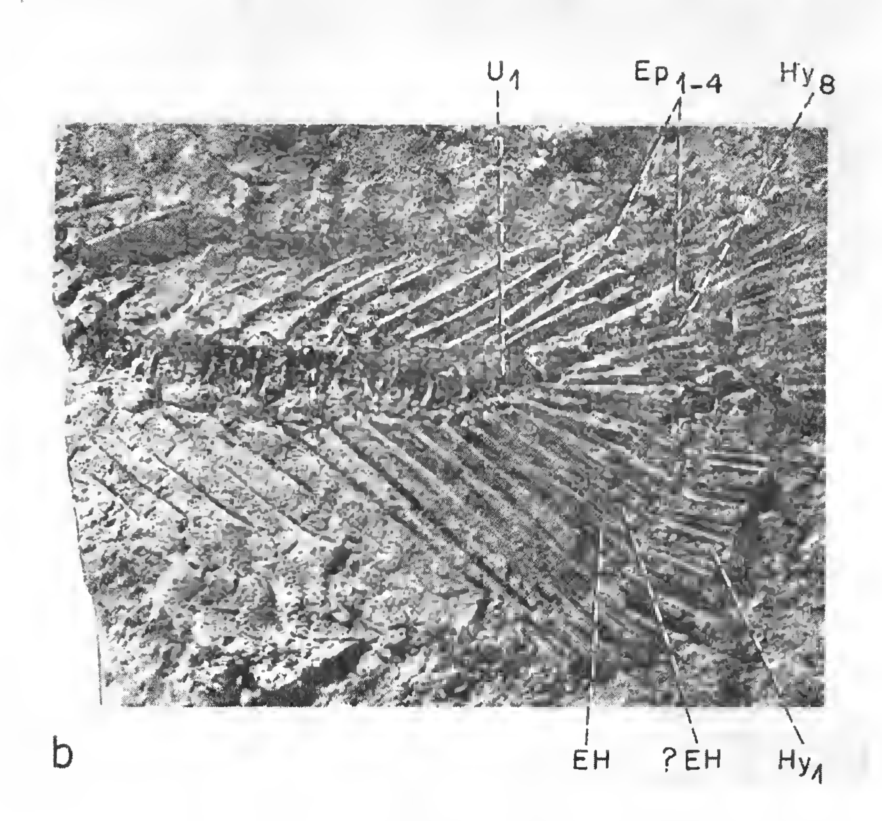




*PLANCHE I*

PLANCHE II

a. — *Amiopsis dolloi* : endosquelette caudal (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, P 3359).
b. — *Urocles elongatus* : endosquelette caudal (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, CRN 5).

Ep, épural ; Hy, hypural ; lti, lépidotriche insegmenté ; U, vertèbre urale.

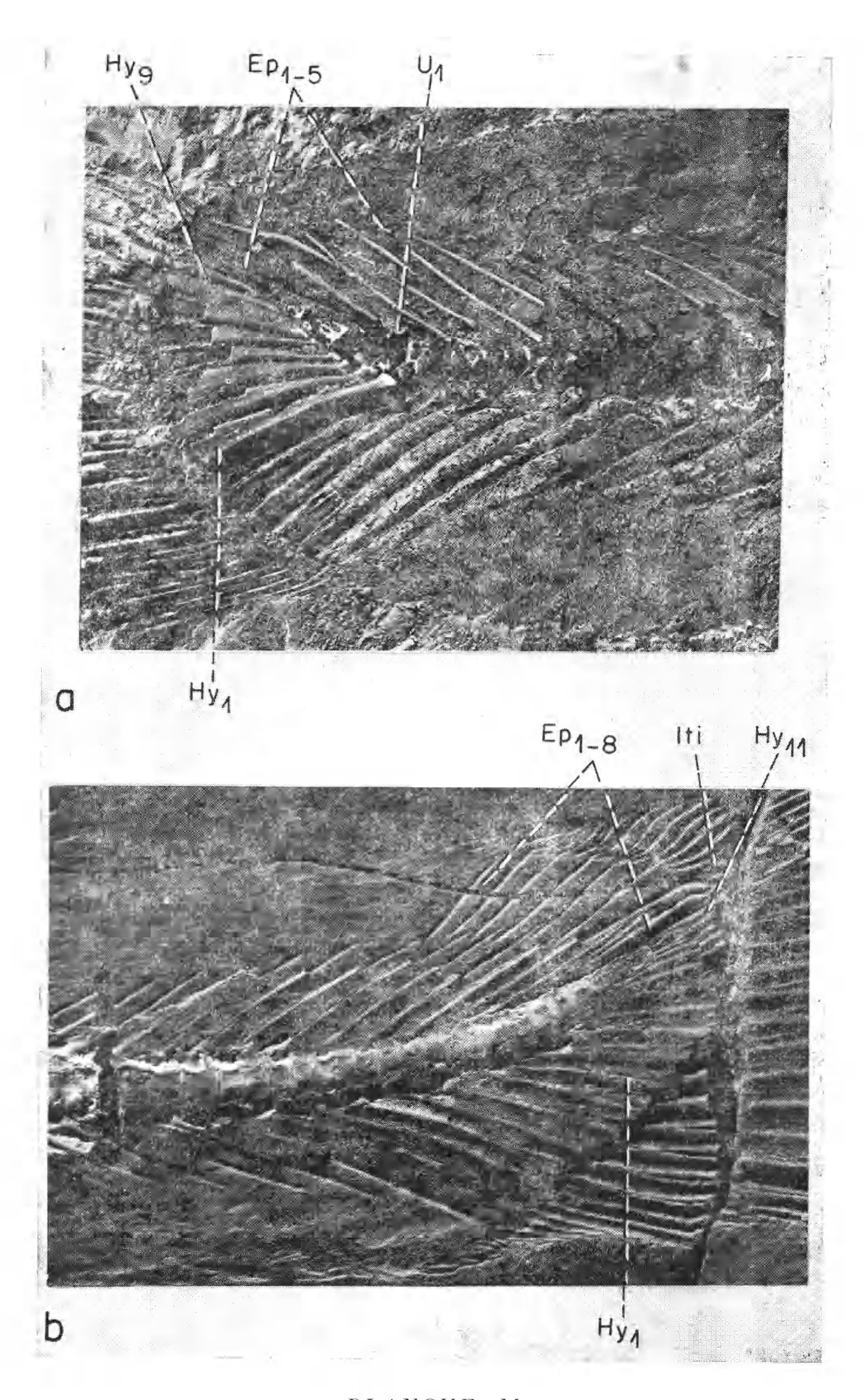



*PLANCHE II*

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 1, 1979,
section C, nº 4 : 359-365.

# Première découverte de *Lates* Cuv. & Val. (Poisson Téléostéen, Centropomidae) dans le Néogène continental de Turquie

par Jean Gaudant et Sevket Sen *

**Résumé.** — Une nouvelle espèce du genre *Lates* : *L. bispinosus* nov. sp. est décrite dans le Néogène continental des environs d'Altinova (Anatolie, Turquie). L'évolution des capacités écologiques du genre *Lates* est examinée.

**Abstract.** — A new species of the genus *Lates* : *L. bispinosus* nov. sp. is described from the continental neogene deposits of the neighbourhood of Altinova (Anatolia, Turkey). The evolution of the ecological abilities of the genus *Lates* is examined.

## Introduction
(S. Sen)

Le spécimen étudié dans cette note provient du bassin néogène qui s'étend à l'est d'Ayvalik, en Anatolie occidentale. Il a été récolté en 1951 par M. le Pr I. Yalçinlar, de l'Université d'Istanbul, en un point situé au nord du village d'Altinova, à proximité de la route qui conduit d'Altinova à Ayvalik. L'auteur de cette découverte ayant envoyé ce spécimen au Muséum national d'Histoire naturelle pour le faire déterminer, cette pièce y est actuellement conservée à l'Institut de Paléontologie où elle est inventoriée 1952-12.

Dans le nord-ouest de l'Anatolie, de nombreuses plaines et dépressions sont occupées par des formations néogènes d'origine lacustre et fluviatile. La sédimentation continentale qui, dans ces bassins, peut atteindre par endroits des milliers de mètres d'épaisseur, a sans doute été la conséquence d'un important phénomène de subsidence, compensé par la surrection et l'érosion des aires émergées. Ces bassins semblent relativement pauvres en Vertébrés fossiles et, dans ce domaine, nos connaissances concernent uniquement des régions situées plus au nord et plus à l'est (O. Sickenberg *et al.*, 1975). Aucun autre reste de Vertébrés fossiles n'a encore été découvert dans le bassin d'Ayvalik.

* J. Gaudant, *17, rue du Docteur Magnan, 75013 Paris.*
S. Sen, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

## Description anatomique
(J. Gaudant)

Le spécimen étudié est malheureusement incomplet puisqu'il lui manque l'avant de la tête et la partie postérieure du corps. Il est toutefois possible d'en décrire les caractères principaux. Il s'agit d'un individu de grande taille dont la hauteur maximale du corps, mesurée à l'avant de la nageoire dorsale, atteint approximativement 95 mm. Sa longueur standard devait avoisiner 300 mm si l'on prend comme référence la longueur de la base de la nageoire dorsale qui, chez les grands *Eolates gracilis* (Agassiz) du Monte Bolea, représente généralement 42 ou 43 % de la longueur standard (L. Sorbini, 1973, tabl. II).

*Tête*

Bien que privée de sa partie antérieure, la tête présente plusieurs caractères permettant de considérer le fossile étudié comme un représentant du genre *Lates* Cuv. & Val. On remar-

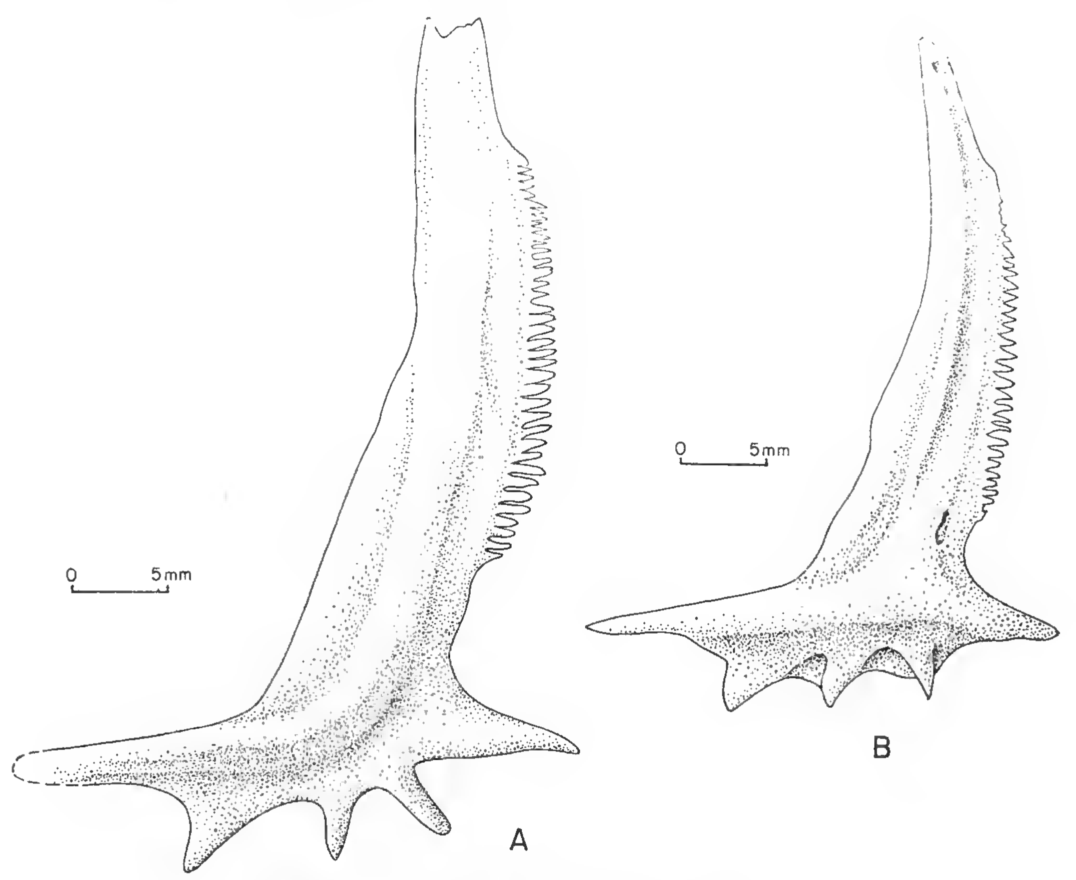



Fig. 1. — Morphologie du préopercule : A, *Lates bispinosus* nov. sp. B, *Lates calcarifer* (Bloch).

quera en premier lieu la présence de longues crêtes osseuses longitudinales sur le neurocrâne dont la face dorsale paraît légèrement déprimée et, plus encore, la possession d'un préopercule (fig. 1A) dont la morphologie très particulière est propre au genre *Lates*. Cet os est en effet caractérisé par le grand développement de sa branche verticale qui est longue et étroite et dont le bord postérieur porte — à l'exception de sa partie inférieure — une série de petites épines parallèles dirigées vers l'arrière. La branche inférieure de l'os qui se termine en pointe vers l'avant est beaucoup plus courte que la branche verticale puisque sa longueur n'atteint pas la moitié de celle-ci. Son bord ventral porte trois grosses épines disposées en éventail (la première étant proclive), auxquelles fait suite une épine sensiblement plus développée, disposée horizontalement et insérée un peu au-dessous de l'angle postéro-ventral de l'os. La morphologie de ce préopercule est en tous points comparable à celle observée chez les espèces actuelles du genre *Lates* comme *Lates calcarifer* (Bloch) (fig. 1B).

Divers autres os de la tête sont également identifiables, notamment le carré, dont on reconnaît le bord postérieur très épaissi en bourrelet et l'opercule, à la surface duquel on distingue un épaississement horizontal qui se termine par une épine sur le bord postérieur de l'os. La région postérieure de la mandibule est également conservée, notamment l'angulaire à la surface duquel s'observe la cavité articulaire permettant l'articulation du carré. Une faible partie du dermarticulaire peut, en outre, être reconnue, le reste de l'os étant recouvert par le bord antérieur du carré. On distingue encore le parasphénoïde dont la partie postérieure est surmontée par le prootique et le basioccipital. Enfin, quelques rayons branchiostèges sont visibles.

*Corps*

Autant qu'on puisse en juger, le corps, relativement trapu puisque sa hauteur maximale devait presque atteindre le tiers de la longueur standard estimée, était effilé vers l'arrière. La colonne vertébrale comprend 11 vertèbres abdominales aux centra massifs, un peu plus hauts que longs, et devenant progressivement plus allongés vers l'arrière. Toutefois seuls les centra postabdominaux, dont 10 sont conservés, deviennent nettement plus longs que hauts. Les neurapophyses de 6 des 7 premières vertèbres abdominales (celle de la première vertèbre n'est pas observable) sont fortement élargies en lame dans le plan sagittal. Cet élargissement est également visible, bien que beaucoup moins marqué, sur les neurapophyses des deux vertèbres suivantes. La base des neurapophyses des vertèbres antérieures tend à constituer des prézygapophyses formant saillie vers l'avant au-dessus des centra. Les particularités des structures vertébrales ainsi mises en évidence s'accordent parfaitement avec celles connues chez les espèces actuelles du genre *Lates* Cuv. & Val., ce qui vient confirmer le diagnostic établi lors de la description de la tête.

Dans la région postabdominale, les neurapophyses et les hémapophyses sont beaucoup plus longues et élancées. Leurs extrémités distales atteignent approximativement la moitié de la distance séparant respectivement les régions dorsale et ventrale des centra des bords dorsal et ventral de l'animal.

Les côtes sont au nombre de huit paires. Leur extrémité distale dépasse légèrement la moitié de la hauteur de la cavité abdominale. Les côtes antérieures sont sessiles, alors qu'à partir de la cinquième paire elles sont portées par des basapophyses de plus en plus longues.

La nageoire dorsale est divisée en deux parties contiguës. La dorsale antérieure se compose de 7 épines inclinées alternativement de part et d'autre du plan sagittal. Les deux épines antérieures, très courtes, notamment la première, sont suivies par une épine robuste très longue dont la hauteur représente approximativement les 2/3 de celle de la région abdominale. La longueur des épines suivantes diminue ensuite rapidement vers l'arrière.

La dorsale postérieure débute par une courte épine qui est cependant sensiblement plus longue que la dernière épine de la dorsale antérieure. On distingue ensuite un lépidotriche articulé et 10 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire dorsale n'est pas entièrement conservé, les axonostes postérieurs étant détruits. Les axonostes proximaux soutenant les épines sont longs ; l'extrémité antérieure des premiers d'entre eux s'intercale assez profondément entre les neurapophyses. Leur région axiale épaissie sert de support à une fine lamelle osseuse disposée dans le plan sagittal. L'axonoste antérieur de la dorsale supporte seulement la première épine, très courte, de cette nageoire. Les axonostes supportant la dorsale postérieure sont par contre réduits à une simple baguette osseuse ; ils sont, en outre, plus courts que les axonostes antérieurs.

En avant de la dorsale s'observent trois prédorsaux plus ou moins fortement déplacés. La formule de Smith & Bailey s'écrit ainsi 0-0-0-1.

Seule la partie antérieure de la nageoire anale est conservée. On y observe deux épines courtes et robustes suivies d'au moins 7 lépidotriches articulés et bifurqués. L'endosquelette de la nageoire comportait au moins 7 axonostes proximaux. Le plus antérieur, très long et robuste, est assez fortement incliné vers l'avant et prend appui sur l'hémapophyse de la première vertèbre postabdominale. Cet axonoste qui soutient à lui seul les deux épines situées à l'avant de la nageoire, paraît résulter de la fusion de deux composants osseux.

De la ceinture scapulaire, on peut distinguer le cleithrum dont la branche inférieure, très longue et robuste, est semblable à celle de l'espèce actuelle *L. calcarifer* (Bloch). L'angle postéro-ventral de l'os porte trois bourrelets parallèles qui se terminaient vers l'arrière par autant d'épines comme c'est le cas chez certaines espèces fossiles placées par L. Sorbini (1973) dans son genre *Eolates*. On remarquera que ce nombre de 3 épines se retrouve également chez l'espèce *L. partschii* décrite par J. J. Heckel (1855 : 265-267) dans le Miocène moyen du bassin de Wien (Autriche). Le posttemporal, bifide, présente une morphologie caractéristique en raison de la possession de trois petites épines émoussées ornant son bord postérieur, comme c'est le cas chez l'espèce actuelle *L. calcarifer* (Bloch). Dans la concavité antérieure du posttemporal, le supratemporal est en partie visible.

La nageoire pectorale, de taille modérée, se compose de 14 lépidotriches dont 12 semblent à la fois articulés et bifurqués.

Les os pelviens, triangulaires, remarquablement robustes, s'articulaient avec la branche ventrale des cleithra. Ils supportent les nageoires pelviennes de taille modérée qui occupent une position thoracique. La longueur des plus grands lépidotriches pelviens représente approximativement la moitié de la distance séparant leur base de l'origine de l'anale. Latéralement, les lépidotriches, au nombre de 5, sont précédés par une épine robuste, relativement courte, dont la longueur n'atteint pas la moitié de celle de la plus grande épine de la nageoire dorsale.

Les écailles, de type cténoïde, sont grandes. Leur champ antérieur s'orne d'une dizaine de radii. Aucune écaille n'a pu être examinée dans la région céphalique.

### Analyse taxonomique

(J. Gaudant)

Par l'ensemble de ses caractères anatomiques (notamment par la morphologie du neurocrâne, du préopercule, du cleithrum, du posttemporal et des vertèbres abdominales) et par ses quelques caractères méristiques déterminables, le fossile décrit précédemment peut être rapporté sans hésitation au genre *Lates* Cuv. & Val., un représentant actuel de la famille des Centropomidae. Il diffère toutefois de toutes les espèces connues de *Lates* par la perte d'une épine à la nageoire anale qui n'en comporte que deux alors que toutes les autres espèces en possèdent trois. On notera que, par ce caractère, le spécimen étudié se rapproche d'une autre famille de Percoïdes primitifs, les Apogonidae. Par ailleurs, si l'on excepte certains restes fossiles de l'espèce actuelle *L. niloticus* (L.), le spécimen décrit dans cette note paraît être le plus grand représentant fossile de ce genre. Il se rapproche toutefois de *L. partschii* Heckel, du Miocène moyen du bassin de Wien (Autriche) par la présence de trois épines à l'angle postéro-ventral du cleithrum, un caractère que l'on retrouve également, comme l'a noté P. H. Greenwood (1976 : 40), chez deux espèces actuelles du lac Tanganyika : *L. microlepis* Boulenger et *L. mariae* Steindachner.

Cette espèce, connue jusqu'à présent par un unique spécimen, peut être définie par la diagnose préliminaire suivante :

« *Lates* de grande taille dont la longueur standard atteignait au moins 300 mm. Corps assez trapu, effilé vers l'arrière. Dorsale antérieure comprenant sept épines dont deux très courtes à l'avant. Dorsale postérieure formée d'une épine et de 11 lépidotriches. Anale caractérisée par la présence de deux courtes épines auxquelles font suite au moins 7 lépidotriches. Écailles cténoïdes. »

Holotype : Spécimen conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, sous le numéro 1952-12.
Gisement-type : Néogène continental d'Altinova (Anatolie, Turquie).

### Conclusion

La découverte d'une espèce nouvelle du genre *Lates* Cuv. & Val. dans la série lacustre d'Ayvalik (Anatolie occidentale, Turquie) permet de confirmer, après P. H. Greenwood (1951), qu'au cours du Néogène certains représentants de ce genre possédaient déjà un mode de vie dulcaquicole, ce que pouvait laisser entrevoir la présence de l'espèce *Lates aquensis* Gaudant dans l'Oligocène supérieur d'Aix-en-Provence (J. Gaudant, 1977). On sait en effet qu'à l'Éocène les espèces *Eolates gracilis* (Agassiz) et *E. macrurus* (Agassiz), respectivement du Cuisien du Monte Bolca et du Lutétien du Calcaire grossier du bassin parisien caractérisent toutes deux des dépôts franchement marins. En revanche, dans la nature actuelle, si l'espèce *L. calcarifer* (Bloch) est essentiellement marine, elle peut pénétrer dans les estuaires, comme le notent M. Weber et L. F. de Beaufort (1929). Quant à *L. niloticus* (L.), largement répandue en Afrique tropicale [bassins du Nil, du Niger, du Sénégal et du Zaïre, lacs Albert,

Turkana (= Rodolphe), Tchad, etc.], il s'agit d'une espèce typiquement dulcaquicole. Il en est de même pour les autres espèces actuelles : *L. microlepis* Boulenger, *L. angustifrons* Boulenger, *L. mariae* Steindachner, *L. longispinis* Worthington et *L. macrophtalmus* Worthington, confinées aux Grands Lacs de l'Est Africain et, de ce fait, exclusivement dulcaquicoles.

Ainsi peut-on considérer que l'histoire écologique du genre *Lates* Cuv. & Val. (et du genre *Eolates* Sorbini qui lui est étroitement apparenté) a été marquée par l'acquisition progressive d'une possibilité d'adaptation de plus en plus poussée aux eaux douces, celle-ci se réalisant pleinement à partir du Miocène, époque à laquelle *L. karungae* Greenwood colonisait déjà les eaux du lac Victoria (Kénya).

## Remerciements

Les auteurs tiennent à exprimer leur reconnaissance à M. le Pr I. Yalçinlar, de l'Université d'Istanbul, pour les renseignements précieux qu'il a bien voulu leur fournir concernant l'origine du fossile étudié dans cette note.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Gaudant, J., 1977. — Additions à l'ichthyofaune stampienne d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône). *Géol. méditerr.*, **4** : 205-210, 1 pl.

Greenwood, P. H., 1951. — Fish remains from Miocene deposits of Rusinga Island and Kavirondo Province, Kenya. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (12), **4** : 1192-1201, 1 pl.

— 1976. — A review of the family Centropomidae (Pisces, Perciformes). *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Zool., **29** (1) : 1-81, 37 fig.

Heckel, J. J., 1855. — Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische österreichs (Abt. II). *Denkschr. Akad. Wiss., Wien*. Math.-Naturwiss. Cl., **11** (1ste Abt.) : 187-274, pl. I-XV.

Sickenberg, O., J. D. Becker-Platten, L. Benda, D. Berg, B. Engesser, W. Gaziry, K. Heissig, K. A. Hünermann, P. Y. Sondaar, N. Schmidt-Kittler, K. Staesche, U. Staesche, P. Steffens et H. Tobien, 1975. — Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Turkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geol. Jb.*, (B), **15** : 167 p., 4 fig., 8 tabl., 1 pl. h.t.

Sorbini, L., 1973. — Evoluzione e distribuzione del genere fossile *Eolates* e suoi rapporti con il genere attuale *Lates* (Pisces-Centropomidae). *Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca*, Verona, **2** : 1-43, 10 fig., 5 diagr., 6 tabl., pl. I-X.

Weber, M., & L. F. de Beaufort, 1929. — The Fishes of the Indo-Australian Archipelago. E. J. Brill, Leiden, **5** : 458 p., 98 fig.

*Manuscrit déposé le 14 mai 1979.*

---

PLANCHE I

*Lates bispinosus* nov. sp. Vue générale de l'holotype (× 3/4). (*Cliché D. Serrette.*)



*PLANCHE I*

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1**, 1979,
section C, nº 4 : 367-370.

# A propos de l'anatomie de l'endocrâne des Actinoptérygiens

par Jean-Pierre Lehman *

Bien qu'il y ait en général concordance entre les vues exprimées concernant l'anatomie des endocrânes par M. Patterson dans son bel ouvrage « The braincase of Pholidophorid and Leptolepid fishes, with a review of the Actinopterygian braincase » 1975 et les miennes (Lehman, 1952, 1953), il subsiste un certain nombre de divergences d'opinions que nous allons examiner ci-dessous.

P. 392 : Patterson reprenant l'opinion de Rayner (1951) affirme que la fosse de Bridge ne jouait aucun rôle chez les Actinoptérygiens, car, dit-il, cette fosse contient des muscles chez le *Pholidophorus* du Callovien de Dives mais n'en contient pas chez *Pholidophorus germanicus* du Toarcien. Si ces faits sont bien exacts — comme il est très probable —, cela ne veut pas dire que la fosse est inutile mais qu'elle est remplie secondairement par des muscles ou qu'elle peut disparaître et que la fonction primitive de cette fosse ne joue plus. Dès 1966, Lehman notait d'ailleurs que la constance de cette structure (p. 18) était une objection à son absence de rôle ; ainsi Poplin (1974), après une discussion, conclut que la fonction de la fosse de Bridge est d'alléger l'endocrâne : on observe bel et bien (contrairement à Patterson) une fosse de Bridge chez *Kansasia eatoni* (fig. 12, Poplin), mais il n'y aurait pas au contraire de fosse de Bridge dans la forme décrite par Rayner (1951), *Kentuckia*, chez laquelle la fosse de Bridge est mal définie d'après cet auteur.

P. 404 : Patterson affirme qu'il n'y aurait qu'un seul orifice dans le prootique, celui du facial, et qu'il n'y aurait pas d'orifice de l'artère orbitaire mais un simple sillon (*goa*, fig. 106 de Patterson) chez *Pachycormus curtus* ; ce sillon n'est pas visible chez *Pachycormus macropterus* et les orifices du ptérotique seraient, selon Lehman, les mêmes que chez *Amia* (voir Allis, 1897, pl. XXI, 9), mais je ne crois plus que l'orifice inférieur du prootique de la figure 12 de Lehman, 1949, soit celui de l'artère orbitaire pour les raisons suivantes :

— il y a nettement deux orifices (bien visibles dans l'alcool) postérieurement à la colonne antérieure du prootique ; or ces deux orifices sont très grands, tandis qu'on s'attendrait plutôt à trouver un orifice inférieur de dimension petite ou moyenne s'il s'agissait d'un orifice de l'artère orbitaire (voir par exemple la description de l'endocrâne de *Kansasiella eatoni*, Poplin, 1974 : 90) ;

— l'orifice marqué *c.ext* (Lehman, 1949, fig. 12) est trop haut pour avoir pu transporter la carotide externe (artère orbitaire) (voir Poplin, 1974, fig. 13) ;

* *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*

— ce même orifice est perforé de façon abrupte et ne se prolonge pas par un sillon vers le bas ; il implique un canal dont la direction n'était sûrement pas ventrale.

Je pense donc que l'orifice supérieur est celui du tronc hyoïdéomandibulaire du facial, tandis que l'inférieur peut correspondre à un orifice vasculaire (probablement l'artère hyo-operculaire). Ceci implique que les endocrânes de *Pachycormus macropterus* et de *Pachycormus curtus* sont assez différents l'un de l'autre quant à l'irrigation vasculaire ; il est intéressant de noter que, d'une espèce à l'autre, la vascularisation crânienne présente une certaine variabilité.

P. 406-407 : Patterson propose pour la chambre trigéminofaciale de *Perleidus* une interprétation différente de celle de Lehman (1953). Les deux schémas ci-joints (fig. 1) (le dessin est emprunté à Lehman, 1953) montrent les différences essentielles concernant l'artère orbitaire, la carotide interne et les ramifications du facial. En ce qui concerne l'artère

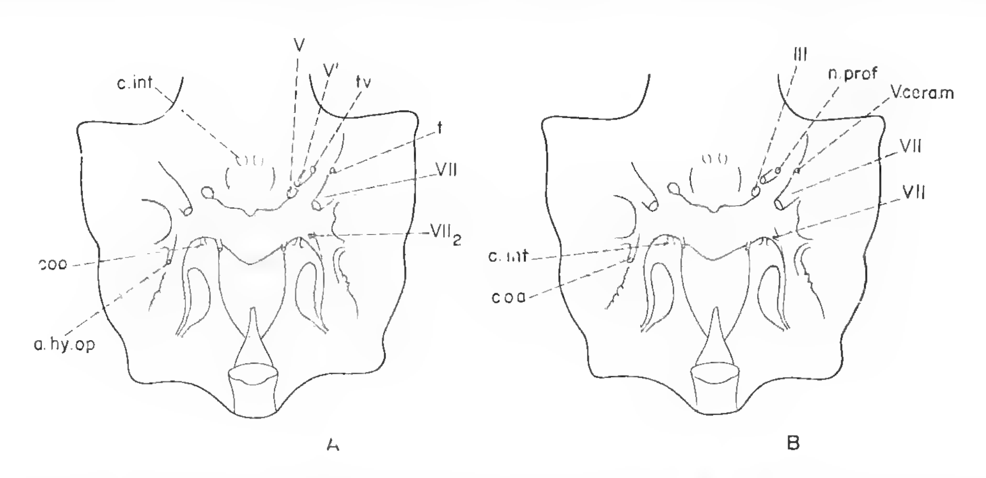



Fig. 1. — Interprétation de l'endocrâne de *Perleidus madagascariensis* d'après un fossile négatif (× 3) décrit en 1953 par Lehman (fig. 4) et reproduit partiellement ici sous forme d'un schéma. A. Interprétation de Lehman. B. Interprétation de Patterson.
*a.hy.op*, canal de l'artère hyooperculaire ; *c.int*, canal de la carotide interne ; *c.oa*, canal de l'artère orbitaire ; *n.prof*, orifice du nerf profond ; *t*, orifice nerveux ou vasculaire ; *tv*, orifice nerveux ; *v.cera m*, orifice de la veine cérébrale moyenne ; *III*, orifice du nerf moteur oculaire commun ; V', orifice principal du trijumeau ; *VII*, orifice principal du facial ; $VII_2$, orifice d'une racine du facial.

orbitaire, je crois devoir maintenir mon opinion car l'artère orbitaire, selon celle-ci, remonte vers le myodome et est nettement ascendante, comme ce vaisseau, et ne peut être parallèle à la dépression jugulaire. De plus le canal de l'artère orbitaire (*coa*) est situé peu en avant du canal du moteur oculaire externe (abducens, VI), tandis que le canal de la carotide interne est en avant du myodome (cf. Poplin, 1974, fig. 26). A propos du nerf III selon Patterson, je pense toujours que cet orifice de sortie, assez grand, contient un rameau du trijumeau, mais il est probable que les orifices marqués VII (schéma Lehman) contenaient à la fois des rameaux du facial et du trijumeau sauf pour $VII_2$ très postérieur qui ne devait contenir que des ou un rameau du facial (voir Poplin, 1974 : 55).

Patterson (p. 406) note qu'il y a chez *Parasemionotus* deux petits orifices voisins qu'il attribue au nerf profond et au nerf moteur oculaire commun (III) tandis que Lehman (1952) ne voyait dans ces deux orifices que ceux du moteur oculaire commun. Depuis lors, il y a eu la thèse de M[me] Poplin, et ses figures (fig. 15, 24) ne laissent planer aucun doute ; l'orifice le plus postérieur est bien celui du nerf profond, le plus antérieur celui du nerf moteur oculaire commun. Sur ce point je suis donc d'accord avec l'interprétation de Patterson. Ces deux orifices existent aussi chez *Perleidus*, probablement avec la même interprétation, *V'* de Lehman, 1953, fig. 4, étant *III*, et *to* de Lehman, 1953, fig. 4, étant en réalité celui du nerf profond.

P. 412 : L'interprétation de l'orifice *t* (Lehman, 1953, fig. 8) comme laissant passer la veine cérébrale moyenne (Patterson) apparaît plausible. Mais chez *Pachycormus macropterus*, l'interprétation de l'orifice marqué ? (Lehman, 1949, fig. 12) comme étant celui de la veine cérébrale antérieure n'est pas vraisemblable, car l'orifice de cette veine est plus gros et plus antérieur (*v. cera* ; même figure). Patterson critique aussi l'interprétation des orifices du ptérosphénoïde donnée par Lehman (orifices du moteur oculaire commun marqué III et de l'ophtalmique superficiel désigné par *f.oph* V, VII) qu'il pense au contraire être respectivement celui du pathétique (*IV*) et celui de la veine cérébrale moyenne. Il est difficile de choisir entre ces deux opinions sans avoir vu les deux pièces originales à la fois, c'est-à-dire celle de *Pachycormus curtus* (Patterson, fig. 106) et celle de *Pachycormus macropterus* (Lehman, 1949, fig. 12), de nombreux détails n'apparaissant pas sur les dessins publiés : en particulier des reconstitutions de la face postérieure de l'orbite seraient nécessaires.

P. 414 : Patterson écrit que Stensiö a trouvé chez *Ospia* une partie postérieure profonde de la fosse de Bridge, qui est homologue à un espace crânien latéral, et que Lehman (1952) n'a rien trouvé de comparable chez *Watsonulus*. Toutefois cela ne veut pas dire qu'un tel espace n'existait pas chez ce genre, mais qu'il n'était pas fossilisé ; la face dorsale de l'endocrâne non plus n'est pas fossilisée dans les spécimens de M[lle] Beltan (1968, pl. 29-35). De même Lehman n'a pas observé dans son matériel un diverticule postéromédial de la fosse de Bridge, lequel est décrit par Patterson ; sur l'exemplaire de Madagascar, ce diverticule non fossilisé n'est pas présent en tout cas, mais son existence avait été considérée comme seulement probable par Nielsen sur le matériel groenlandais.

P. 445 : La suture entre l'exoccipital et le basioccipital n'existe pas chez *Pachycormus curtus* selon Patterson ; j'ai vérifié son existence chez *Pachycormus macropterus* ; de même la position de la suture intercalaire-exoccipital, dite par Patterson plus postérieure qu'elle ne l'est chez *Pachycormus macropterus*, est bien en position figurée. Ces différences n'ont rien d'étonnant, les sutures se fermant souvent quand l'âge du Poisson s'accroît.

P. 447 : Selon Patterson, l'orbitosphénoïde serait mal orienté dans la reconstitution de Lehman (1949, fig. 12) ; cet orbitosphénoïde est bien conforme à la reconstitution, mais la planche photographique peut induire en erreur ; en effet, sur le fossile, l'orbitosphénoïde est élevé avec son plus grand côté dirigé vers le parasphénoïde et il est partiellement caché par le parasphénoïde qui dissimule la partie inférieure de l'orbitosphénoïde ; je ne pense donc pas que l'os est mal orienté.

Il y a d'autre part une différence entre le fossile de PATTERSON (*Pachycormus curtus*) où il n'y a pas de suture visible entre l'orbitosphénoïde et le ptérosphénoïde et le mien (*Pachycormus macropterus*) où ces deux os sont bien séparés.

De plus, chez *Pachycormus macropterus*, on voit seulement à droite un orbitosphénoïde ; les os de gauche semblent manquer. Chez *Pachycormus curtus*, PATTERSON admet qu'il y a un seul orbitosphénoïde (médian) ; mais nous ne savons pas s'il y a un ou deux orbitosphénoïdes chez *Pachycormus macropterus*. On sait que, chez les Actinoptérygiens, l'orbitosphénoïde est soit un os double (*Amia*, HOLMGREN et STENSIÖ, 1936, fig. 349), soit un os simple (ex. *Lepidotes*, *id.*, fig. 364). On peut se demander s'il y a bien homologie entre l'orbitosphénoïde simple et les orbitosphénoïdes doubles.

PATTERSON appelle mon postopisthotique « intercalaire » ; je préfère garder ce nom de postopisthotique, car intercalaire a été employé pour désigner des os dont la position est fort diverse (voir RAYNER, 1941) et qui ne sont vraisemblablement pas tous homologues. Il est probable toutefois que mon postopisthotique est un intercalaire.

Les deux reconstitutions (PATTERSON, 1975, fig. 106-107 et LEHMAN, 1949, fig. 12-13) sont différentes, impliquant d'importantes divergences de structure dans l'endocrâne des deux espèces *Pachycormus curtus* et *Pachycormus macropterus*.

Nous voyons en conclusion que les critiques de C. PATTERSON ont été constructives soit qu'elles soient bien fondées, soit qu'elles m'aient obligé à une révision que j'espère valable.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLIS, E. P., 1897. — The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. *J. Morph.*, **12** (3).

BELTAN, L., 1968. — La faune ichthyologique de l'Éotrias de Madagascar : le neurocrâne. *Cah. Paléont.*, CNRS, Paris.

HOLMGREN, N., et E. STENSIÖ, 1936. — Kranium und visceralskelett der Akrania, Cyclostome und Fische. *In* : BOLK L., GÖPPERT E., KALLIUS E., LUBOSCH W. : Handbuch der Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Berlin.

LEHMAN, J. P., 1949. — Étude d'un *Pachycormus* du Lias de Normandie. *K. svenska Vetensk-Akad. Handl.*, sér. 4, **1** (2).

— 1953. — Étude d'un *Perleidus* du Trias de Madagascar. *Annls Paléont.*, **39**.

— 1966. — *In* : J. PIVETEAU, Traité de Paléontologie, Tome IV.

PATTERSON, C., 1975. — The braincase of Pholidophorid and Leptolepid Fishes, with a review of the Actinopterygian braincase. *Philos. Trans. Roy. Soc.*, sér. B, **269**, (899).

POPLIN, C., 1974. — Étude de quelques Paléoniscidés pennsylvaniens du Kansas. *Cah. Paléont.*, CNRS, Paris.

RAYNER, D., 1948. — The structure of certain jurassic Holostean Fishes, with special reference to their neurocrania. *Phil. Trans. R. Soc.*, sér. B, **223** (601).

— 1951. — On the cranial structure of an early Palaeoniscid, *Kentuckia* gen. nov. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **62**.

STENSIÖ, E., 1932. — Triassic Fishes from East Greenland. *Medd. om Grønland*, **83**.

*Manuscrit déposé le 22 décembre 1978.*

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 1, 1979,
section C, nº 4 : 371-376.

# Un nouveau Bovidé (Artiodactyla, Mammalia) du Plio-Pléistocène de Java : *Duboisia* (?) *sartonoi* n. sp.

par Denis Geraads *

**Résumé.** — Les collections du Plio-Pléistocène de Java, conservées à Bandung (Java) et à Francfort s/ Main, renferment quatre dents d'un nouveau Bovidé, provisoirement rattaché au genre *Duboisia* Stremme, (*D.*(?)*sartonoi* n. sp.), caractérisé par sa grande taille, son hypsodontie et la simplicité du dessin de ses molaires supérieures.

**Abstract.** — The collections from the javanese Plio-Pleistocene, housed in Bandung (Java) and Frankfurt am Main, include four teeth of a new bovid, provisionnally referred to the genus *Duboisia* Stremme (*D.*(?)*sartonoi* n. sp.), and characterized by its large size, its hypsodonty and the simplicity of its upper molars occlusal pattern.

Mots-clés : Bovidae, Artiodactyla, Mammalia, nouveau, Plio-Pléistocène, Java, *Duboisia* (?) *sartonoi*.

---

Les Bovidés du Pliocène et du Pléistocène de Java, étudiés par Van der Maarel (1932), von Koenigswald (1934, 1940) et Hooijer (1958), appartiennent tous, à l'exception d'un fragment de crâne de Bumiaju, incomplètement décrit et figuré par von Koenigswald (1933) sous le nom de « *Antilope* » *gracilicornis*, à la sous-famille des Bovinae, avec les genres *Bibos*, *Bubalus*, *Epileptobos* (Bovini) et *Duboisia* (Boselaphini). *Bibos javanicus palaesondaicus* et *Bubalus palaeokerabau* sont très voisins du banteng et du buffle asiatiques actuels. *Epileptobos groeneveldtii* rappelle, en beaucoup plus évolué, le *Leptobos* du continent. Le crâne de *Duboisia santeng* se rapproche de ceux du nylgaut et du tétracère indiens.

Les collections constituées par G. H. R. von Koenigswald et les géologues indonésiens, avec l'aide de la population locale, et conservées à l'Institut Teknologi Bandung (Java) et au Senckenberg Museum de Francfort s/ Main, renferment quelques restes d'un cinquième Bovidé, très rare puisqu'il ne semble être représenté que par quatre dents, toutes supérieures. Malgré la pauvreté du matériel, il nous paraît nécessaire, en raison des caractères particuliers de ce fossile, de lui attribuer un nom nouveau.

* *Laboratoire d'Anthropologie, Musée de l'Homme, place du Trocadéro, 75116 Paris.*

Famille BOVIDAE Gray

Sous-famille BOVINAE Gray

Tribu BOSELAPHINI K. Meyer

Genre ? **DUBOISIA** Stremme, 1911

**Duboisia** (?) **sartonoi** n. sp.

DERIVATIO NOMINIS : En l'honneur de S. SARTONO, directeur du département de Géologie de l'Institut de Technologie de Bandung.

DIAGNOSE PROVISOIRE : Boselaphini de très grande taille. Degré d'hypsodontie semblable à celui de *Bos taurus*. $P^4$ assez longue, à croissant interne nettement divisé en deux parties sur toute sa hauteur. $M^3$ à longueur variant peu de la base au sommet, nettement supérieure à la largeur basale. $M^1$ plus carrée. Styles modérés, le métastyle de $M^3$ avec expansion distale basale. Piliers vestibulaires peu arrondis, modérément saillants et un peu déplacés en direction mésiale. Vallées étroites, dépourvues de crochet, formant avec l'usure un dessin intermédiaire entre U et V, avec un petit îlot d'émail intercalé. Colonnettes linguales faibles.

HOLOTYPE : Une troisième molaire supérieure gauche, légèrement entamée par l'usure, provenant de Sangiran (Java central), conservée au Senckenberg Museum de Francfort (collection G. H. R. VON KOENIGSWALD).

AUTRES SPÉCIMENS : Une troisième molaire supérieure gauche, bien usée, conservée avec le type, et de même origine que celui-ci ; 1 fragment de maxillaire, avec $P^4$ non encore complètement sortie, et $M^1$, provenant des environs de Bumiaju (Kali Petujah Bening, Java central), conservé au Département de Géologie de l'Institut Teknologi Bandung.

DIMENSIONS (en mm)

| | $P^4$ | $M^1$ | $M^3$ (holotype) | $M^3$ |
|---|---|---|---|---|
| Longueur max. | 20 | 28 | 33,5 | 31 |
| Largeur basale | — | 29 | 28 | 25,5 |
| Hauteur | — | 35 | 46,5 | 25 |
| Haut. estimée (dent fraîche) | 40 | — | 52 | — |

Soit pour l'holotype un indice d'hypsodontie de : $\frac{52 \times 100}{33{,}5} = 155.$

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

Parmi les centaines de dents isolées de Bovini conservées dans les institutions mentionnées ci-dessus, les dents de *D.* (?) *sartonoi* se distinguent immédiatement par leur aspect beaucoup plus primitif, sans tendance « boodonte » marquée : la face vestibulaire des molaires

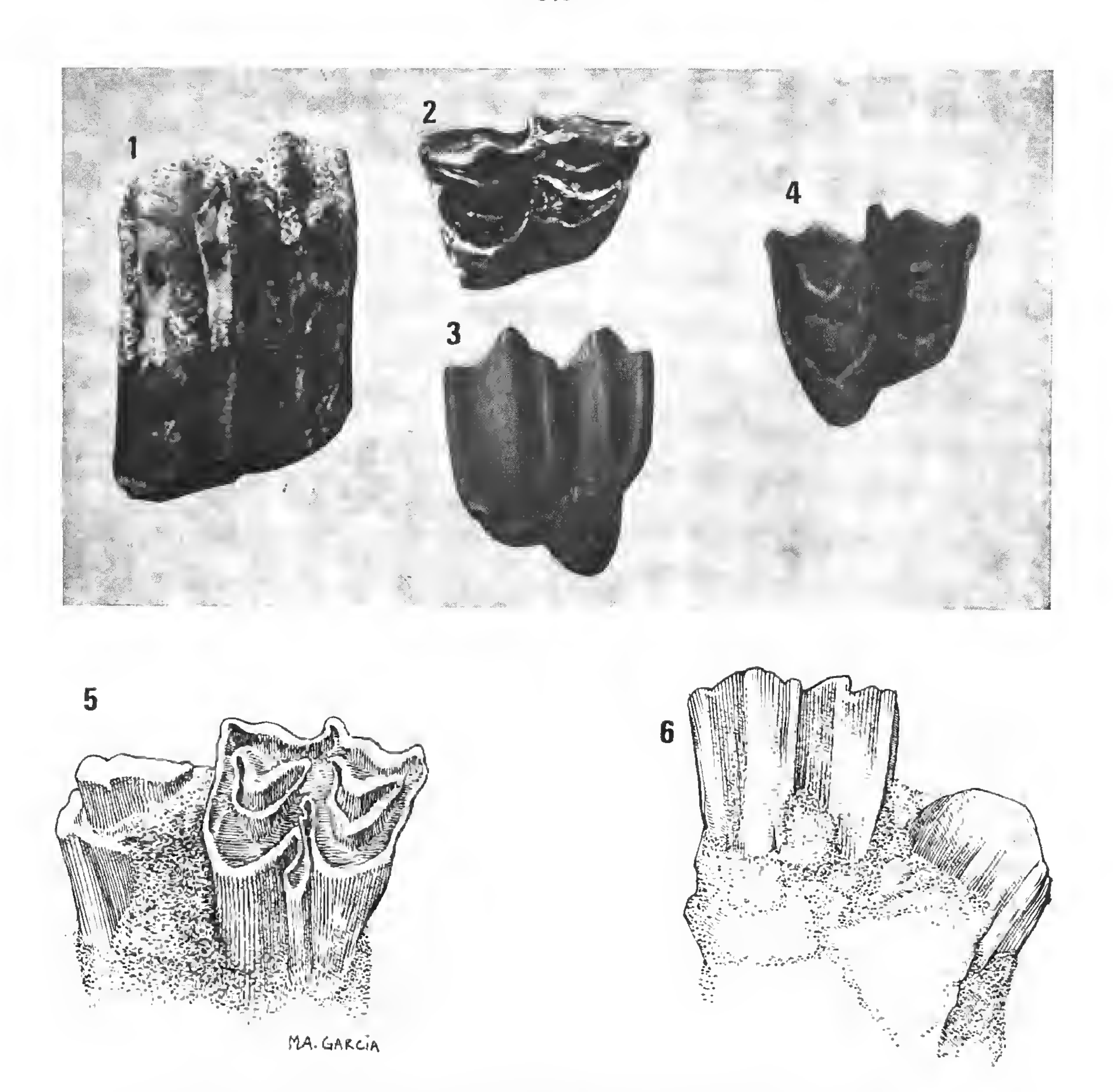



Fig. 1-6. — *Duboisia* (?) *sartonoi* n. sp. : 1, $M^3$ (holotype), vue vestibulaire, 1 ; 2, même spécimen, vue occlusale, 1 ; 3, autre $M^3$, vue vestibulaire, 1 ; 4, même spécimen, vue occlusale, 1 ; 5, $P^4$-$M^1$, vue occlusale, 1 ; 6, même spécimen, vue vestibulaire, 1.
(1-4 : Collection G. H. R. von Koenigswald, Senckenberg Museum, Francfort s/Main ; 5-6 : Departemen Geologi, Institut Teknologi Bandung, Java.)

supérieures de *Bibos*, *Bubalus*, *Epileptobos* (et aussi des formes étroitement apparentées telles que *Proleptobos*, *Leptobos*, *Syncerus*, *Pelorovis*, *Bison*, *Bos*) est constituée d'une succession de côtes et de vallées profondes et resserrées ; paracône et métacône forment de

larges saillies arrondies et plus ou moins pincées dans les vallées qui prennent avec l'usure une forme en U à branches sensiblement parallèles, ou même convergentes vers l'extérieur (v. par ex. GENTRY, 1967, fig. 11).

Chez *D.* (?) *sartonoi*, au contraire, les deux branches des vallées, même sur les dents usées, divergent vers l'extérieur ; les piliers correspondant au métacône et au paracône sont moins saillants et nettement moins arrondis. Il n'existe pas de crochet dans les vallées, et les colonnettes, quoique présentes sur les trois molaires, restent faibles, autres différences avec les Bovini évolués.

*D.* (?) *sartonoi* partage cependant avec ceux-ci deux caractères importants : la grande taille et l'hypsodontie marquée. En dehors des Bovini, seul *Taurotragus* atteint des dimensions semblables à celles du fossile de Java, mais tous les Tragelaphini sont plus brachyodontes que celui-ci. On observe d'autre part dans cette tribu un effacement plus marqué des piliers externes. Les dents de *D.* (?) *sartonoi* présentent cependant une certaine similitude avec celles de grands *Tragelaphus*, tels *T. buxtoni*, le nyala de montagne, ou *T. nakuae* Arambourg, 1947, du Pliocène de l'Omo (Éthiopie). Cette ressemblance n'a d'ailleurs rien d'étonnant, GENTRY (1976) ayant rapproché cette dernière espèce d'un Boselaphini, *Selenoportax*.

Les dentitions décrites par PILGRIM (1937, 1939) et rattachées par cet auteur aux Boselaphini *Pachyportax* et *Selenoportax*, sont de taille, et en général d'hypsodontie, inférieures à celles du fossile de Java. Surtout, ces dentitions, des Siwaliks moyens et supérieurs, se rapprochent de celles des Bovini, et se distinguent de celles de *Duboisia*, par « the large size of the median basal pillar, by the strongly convex even riblike internal surface of the external lobes which produces in wear a deep U-shaped enamel island » (PILGRIM, 1937 : 826).

On retrouve les mêmes caractéristiques chez les Bovini primitifs tels *Parabos* Arambourg du Pliocène européen, *Hemibos* Rütimeyer des Siwaliks et du Proche-Orient, *Proamphibos* Pilgrim des Siwaliks, *Ugandax* Cooke et Coryndon d'Afrique centrale, qui sont aussi plus brachyodontes que *D.* (?) *sartonoi*.

Les Boselaphini *Miotragocerus* Stromer, *Protragocerus* Depéret, *Tragoportax* Pilgrim et *Mesembriportax* Gentry, sont de taille inférieure, les molaires supérieures ont en général une muraille externe plus aplatie, et surtout leur hauteur ne dépasse pas, ou très peu, leur longueur. Les représentants actuels de cette tribu, *Boselaphus* et *Tetracerus*, sont aussi plus petits que le fossile de Java ; les piliers des tubercules externes, arrondis, tendent vers une structure boodonte.

Quant aux ressemblances que le fossile de Java présente avec certaines espèces d'autres tribus, elles sont certainement dues, soit à des phénomènes de convergence, soit à la conservation de caractères primitifs ; il est en effet dépourvu des forts piliers et colonnettes des Hippotragini, et du pincement des lobes internes des Reduncini.

C'est sans doute avec *Duboisia santeng* (Dubois, 1891) [1] que ce nouveau Bovidé présente le plus d'affinités : développement identique des styles et des piliers externes, présence d'un îlot d'émail, faiblesse de la colonnette, dessin de la surface occlusale.

G. H. R. VON KOENIGSWALD (1940) considère qu'existent à Java, outre *Duboisia* « *kroesenii* », deux espèces du genre « *Antilope* », « *A.* » *modjokertensis* et « *A.* » *saatensis*,

1. *In* : JENTINK, 1891.

cette dernière de plus grande taille. Selon von Koenigswald, *D.* « *kroesenii* » (synonyme objectif récent de *D. santeng*) proviendrait du niveau de Trinil et serait précédé dans le niveau de Djetis par « *Antilope* (*Duboisia* ?) *modjokertensis* », plus grand, qui coexisterait avec « *A. saatensis* ».

Longueurs des $M_3$ de ces « espèces » (en mm)

| | *D.* « *kroesenii* » | |
|---|---|---|
| Stremme, 1911 | v.K., 1940 (pl. III, fig. 2) | v.K., 1940 (pl. III, fig. 3) |
| 20-20,5 | 18 env. | 21 env. |
| « *Antilope modjokertensis* » | « *A. saatensis* » | |
| v.K., 1940 (pl. II, fig. 4) | v.K., 1940 (pl. II, fig. 5) | Bandung Musée GSI |
| 23 | 25 | 27 et 27 |

Les longueurs de 141 $M_3$ (Senckenberg Museum, Francfort) des niveaux de Kabuh (= Trinil) et Pucangan (= Djetis) à Sangiran sont les suivantes : L moy. = 22,0 ; L min. = 18 ; L max. = 27,5 ; $\sigma$ = 2,03. Il n'est pas possible d'indiquer une valeur moyenne pour chaque niveau, l'origine des dents n'étant pas toujours déterminable, mais la relation entre le niveau et la taille n'apparaît absolument pas. Cette série forme une distribution normale, et il est clair, en l'absence de différences morphologiques, que toutes les espèces de von Koenigswald (y compris *A. saatensis* qui regroupe artificiellement les plus grands spécimens) n'en constituent qu'une seule, *D. santeng*.

En revanche, les $M^3$ de *D.* (?) *sartonoi* indiquent des individus de dimensions bien supérieures (longueur de $M_3$ avoisinant 40 mm) : la plus grosse $M^3$ de *D. santeng* ne mesure que 21 mm, soit à peine les 2/3 de celles de *D.* (?) *sartonoi*.

Cette nouvelle espèce semble aussi un peu plus hypsodonte que *D. santeng*, dont l'indice $\frac{H \times 100}{L}$ ne dépasse qu'exceptionnellement 135 pour $M^3$, et qui est dépourvu du cément dont on observe des traces chez *D.* (?) *sartonoi*. L'espèce-type possède de plus, quelquefois, un crochet aux molaires supérieures, et le croissant interne de sa $P^4$ est simple.

## Conclusion

Il est naturellement malaisé de préciser les affinités d'un Bovidé connu par un matériel aussi peu abondant. Il s'agit sans aucun doute d'une espèce nouvelle, appartenant très probablement à la tribu des Boselaphini, mais sa détermination générique est plus délicate. L'attribution au genre *Duboisia* Stremme paraît la plus logique actuellement, mais on ne saurait exclure la possibilité que la découverte de restes moins fragmentaires (crâne ou chevilles osseuses) amène à la réviser. En particulier, si les déterminations ou les descrip-

tions de Pilgrim (1937, 1939) étaient incorrectes, il y aurait peut-être lieu de rapprocher le fossile de Java de *Selenoportax* (dont, comme il a été signalé plus haut, Gentry a indiqué les ressemblances avec *Tragelaphus nakuae*, à dentition voisine de celle de *D.* (?) *sartonoi*) et spécialement de *S. lydekkeri*, des niveaux de Dhok Pathan et de Tatrot des Siwaliks, malheureusement trop incomplètement figuré par Pilgrim pour permettre d'utiles comparaisons.

L'âge de *D.* (?) *sartonoi* ne peut être qu'estimé. Il est très improbable, vu leur couleur sombre et leur aspect, que les dents de Sangiran proviennent des niveaux supérieurs de ce site. On peut au contraire supposer, en raison de leur rareté, que leur origine se situe dans les niveaux inférieurs, où tous les fossiles sont peu abondants, comme à Bumiaju. *Duboisia* (?) *sartonoi* aurait donc vécu pendant la première phase de peuplement de Java, avant *D. santeng*, et serait, comme « *Trilophodon* » *bumiajuensis* et *Merycopotamus*, un survivant d'une faune de type ancien.

Je remercie le Pr S. Sartono, Institut de Technologie de Bandung, et le Pr G. H. R. von Koenigswald, Senckenberg Museum de Francfort, de m'avoir permis d'accéder à leurs collections. Ces missions ont été financées par le CNRS (ATP 3024).

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Arambourg, C., 1947. — Mission scientifique de l'Omo. T. I. Géologie, Anthropologie. Fasc. 3. Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo. Deuxième partie : Paléontologie. Paris, éd. du Muséum. P. 231-562.

Gentry, A. W., 1967. — *Pelorovis oldowayensis* Reck, an extinct bovid from East Africa. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* (Geol), **14** (7) : 243-299.

— 1976. — Bovidae of the Omo group deposits. *In* : Earliest man and environments in the lake Rudolf basin. Dir. Y. Coppens, F. Clark Howell, G. Ll. Isaac et R. E. F. Leakey. Univ. of Chicago Press. P. 275-292.

Hooijer, D. A., 1958. — Fossil Bovidae from the Malay Archipelago and the Punjab. *Zool. Verh., Leiden.*, **38** : 1-112.

Jentink, F. A., 1891. — On *Lepus netscheri* Schlegel, *Felis megalotis* Müller, and *Anoa santeng* Dubois. *Notes Leyden Mus.*, **13** : 217-222.

Koenigswald, G. H. R., von, 1933. — Beitrag zur Kenntniss der fossilen Wirbeltiere Javas. *Wet. Meded.*, **23** : 1-127.

— 1934. — Zur Stratigraphie des javanischen Pleistocän. *De Ing. in Ned. Indië.*, **1** (4) : 185-201.

— 1940. — Neue Pithecanthropus-Funde. *Wet. Meded.*, **28** : 1-212.

Maarel, F. H. Van der, 1932. — Contribution to the knowledge of the fossil mammalian fauna of Java. *Wet. Meded.*, **15** : 1-208.

Pilgrim, G. E., 1937. — Siwalik antelopes and oxen in the American Museum of natural History *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **72** (7) : 729-874.

— 1939. — The fossil Bovidae of India. *Mem. geol. Surv. India Palaeont. indica*, n. s., **26** (1) : 1-356.

Stremme, H., 1911. — Die Säugetiere mit Ausnahme der Proboscidier. *In* : L. Selenka et M. Blanckenhorn, Die Pithecanthropus-Schichten auf Java. Engelmann, Leipzig. P. 82-150.

*Manuscrit déposé le 4 avril 1979.*

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 1, 1979,
section C, nº 4 : 377-389.

# Les Giraffinae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène supérieur de la région de Thessalonique (Grèce)

par Denis GERAADS *

**Résumé.** — Description des restes fossiles de deux genres de Giraffinae du Vallésien et du Turolien (Miocène supérieur) de Macédoine grecque : *Bohlinia*, dont la dentition et le squelette sont comparés à ceux de la girafe actuelle, et *Decennatherium*, qui n'avait jamais été signalé dans cette région.

**Abstract.** — A description of the fossil remains of two giraffine genera, from the Vallesian and Turolian (upper Miocene) of Greek Macedonia : *Bohlinia*, whose dentition and skeleton are compared with those of the recent giraffe, and *Decennatherium*, which had never been reported from that area.

MOTS-CLÉS : Artiodactyla, Mammalia, Giraffinae, Miocène supérieur, Grèce.

Les fouilles entreprises depuis 1972 dans la basse vallée de l'Axios, en Macédoine grecque, sous la direction de L. DE BONIS (DE BONIS *et al.*, 1974, 1975 ; DE BONIS et MELENTIS, 1977), ont permis de découvrir de nombreux restes de Giraffidés : Paléotraginés (GERAADS, *sous presse*), rares Sivathériinés, et Giraffinés qui font l'objet de cette note [1].

Les gisements sont situés sur la rive gauche de l'Axios, près des villages de Nea Messimbria : Ravin de la Pluie (vallésien) et de Vathylakkos : Vathylakkos 2 et 3, et Ravin des Zouaves (ces gisements sont d'âge vallésien supérieur ou turolien inférieur) et sur la rive droite, près du village de Ditiko : Ditiko 1 et 2 (turoliens ; DE BONIS, BOUVRAIN et MELENTIS, 1977).

Les Giraffinae y sont représentés par deux genres d'abondances très inégales : *Bohlinia* Matthew et *Decennatherium* Crusafont.

## Genre **BOHLINIA** Matthew, 1929

nec *Bohlinia* Crusafont, 1944 *in* Melendez, Villalta et Crusafont.
*Orasius* Wagner, 1861 (nec *Orasius* Oken, 1816, syn. de *Giraffa* Brisson, 1762).

Ce genre ne comprend qu'une espèce.

* *Laboratoire d'Anthropologie, Musée de l'Homme, place du Trocadéro, 75116 Paris.* Travail effectué au Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, Université P. et M. Curie, 75230 Paris Cedex 05.

1. Toutes les pièces fossiles seront déposées dans les collections du Laboratoire de Géologie et Paléontologie de l'Université de Thessalonique.

## **Bohlinia attica** (Gaudry et Lartet, 1856)

*Camelopardalis attica* Gaudry et Lartet, 1856.
*C.* (*Orasius*) *speciosa* Wagner, 1861.
*C. vetusta* Wagner, 1861.
*Orasius eximius* Wagner, 1861.
*Orasius atticus* (G. et L.) *in* Bohlin, 1926.
*Giraffa attica* (G. et L.) *in* Arambourg et Piveteau, 1929.
*O. speciosus* (W.) *in* Arambourg et Piveteau, 1929.
*Bohlinia speciosa* (W.) *in* Matthew, 1929.
*Bohlinia* cf. *attica in* de Bonis et Melentis, 1977.

Type (lectotype) : Un membre postérieur, presque complet, figuré par Gaudry, 1862-7, pl. 40, fig. 1 (gauche), 5, 6, 8. Institut de Paléontologie du Muséum d'Histoire naturelle, Paris.

Gisement-type : Pikermi.

Diagnose (en partie d'après Bohlin, 1926) : Giraffiné dont le crâne porte, au moins chez le mâle, de fortes cornes à base très large, s'étendant de la région supra-orbitaire jusqu'au pariétal : cavités pneumatiques développées dans la région frontale et peut-être dans la partie antérieure de la région pariétale. Profil des nasaux convexe. Dents très basses et petites par rapport au crâne. Prémolaires supérieures avec parastyle bifurqué, molaires supérieures au moins aussi longues que larges, avec faible éperon hypoconal. Prémolaires supérieures de lait primitives, longues. Extrémités très allongées, astragale, calcaneum et métapodes grêles.

L'historique de cette espèce est fort complexe, en raison des doutes émis par plusieurs auteurs sur la justesse de la réunion de membres trouvés dans de nombreux gisements du « Pontien », semblables à ceux décrits par Gaudry (1862-7) sous le nom de *C. attica*, et de crânes et de séries dentaires nommés le plus souvent, à la suite de Wagner, *Orasius speciosus*. Cette association est pourtant confirmée par la présence des membres et des dents dans les mêmes gisements (Pikermi, Vathylakkos 3, Ditiko 1) et toutes les autres hypothèses (par exemple la réunion des dents d'*O. speciosus* et des membres du « Grand ruminant dont le genre est indéterminé » de Gaudry 1862-7, pl. 46) se heurtent à des invraisemblances (certaines espèces n'étant constituées que de dents, ou que de membres). Longtemps débattu, le contenu du taxon *B. attica* semble aujourd'hui bien délimité (*cf.* Hamilton, 1978), mais la distinction entre les deux genres *Giraffa* et *Bohlinia* n'étant cependant pas admise par tous les auteurs (*cf.* Bosscha Erdbrink, 1976), il nous a semblé utile, en décrivant les restes de *Bohlinia* de Macédoine, de les comparer à la girafe actuelle (plusieurs squelettes du laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum de Paris), afin de montrer que les différences avec celle-ci ne se limitent pas au crâne (Bohlin, 1926).

### Dentition déciduale (pl. I, 1)

Un maxillaire de Ditiko 1, mis à jour en 1974, comprend les deux séries DP²-M¹. Il s'agit, à notre connaissance, de la première découverte de dents de lait supérieures de *Bohlinia*. Leur attribution à ce genre est fondée sur l'absence d'autre Giraffidé dans ce gisement, et sur les dimensions et la morphologie de M¹ (brachyodontie très marquée, styles et piliers forts, éperon hypoconal ; ces caractères se retrouvent toujours chez *Bohlinia*, mais jamais simultanément dans les autres genres de Giraffidés).

Les prémolaires lactéales sont, comme les molaires, plus longues par rapport à leur largeur que chez *Giraffa* (cf. p. 382).

A part cette différence de proportion, $DP^2$ est très semblable à son homologue chez *Giraffa*. Néanmoins, malgré l'usure avancée, le paracône est encore séparé du parastyle sur la $DP^2$ droite : la crête qui, dans le genre actuel, relie ces deux formations manque ici, comme chez *Okapia*.

$DP^3$ est remarquable par l'allongement de son premier lobe. Comme sur les prémolaires (Bohlin, 1926, pl. X, fig. 5 et 7 : Arambourg et Piveteau, 1929, pl. VI, fig. 1), le parastyle est très nettement bifide, et séparé d'un croissant mésio-lingual bas, rectiligne, et épaissi à la base dans sa partie distale. Le cingulum n'est représenté, sur cette dent comme sur la précédente, que par une cuspide accessoire basse et pointue, située dans la partie distale de la face vestibulaire du paracône.

$DP^4$ est fortement trapézoïdale (face vestibulaire beaucoup plus longue que la face linguale). Le parastyle, dont la base est plus basse que celle du reste de la muraille vestibulaire, enclôt un petit îlot d'émail, comme sur $M^1$. Il existe aussi un rudiment de colonnette et un faible cingulum sur la face mésiale.

Une mandibule du même gisement, découverte en 1978, appartient très certainement au même individu que le maxillaire (taille identique, stade d'éruption dentaire semblable, occlusion très satisfaisante). Les dents de lait sont longues et basses et diffèrent peu de celles décrites par Arambourg et Piveteau (1929) sous le nom de *Orasius speciosus*. $DP_3$ est rétrécie en son milieu, le métaconide est faible ; le premier lobe de $DP_4$ est nettement plus petit que les suivants, son croissant externe porte un crochet interne ; il existe une colonnette entre les deux premiers lobes, et deux entre les deux derniers ; tous ces caractères sont très semblables, sinon identiques, à ceux de « *Orasius speciosus* ». $M_1$ porte une colonnette et un cingulum antéro-externe. Les piliers internes de $M_1$ et $M_2$ (encore incomplètement formée et incluse dans l'os) sont plus forts que ceux de *Palaeotragus*. La morphologie des dents inférieures confirme donc l'attribution de ce spécimen à *Bohlinia attica*.

Les caractères peu évolués des dents de lait de cette espèce (grande longueur, en particulier du premier lobe de $DP^3$, aspect peu molariforme, bifurcation du parastyle de $DP^3$, position du parastyle de $DP^4$, faiblesse du métaconide de $DP_3$) se retrouvent, à des degrés divers, dans les formes primitives de Giraffidae ; *Canthumeryx* (= *Zarafa* ; *cf.* Hamilton, 1973, 1978), *Palaeotragus primaevus* Churcher, 1970, « *Palaeotragus* » *germaini* Arambourg, 1959, et dans des formes plus évoluées et plus récentes, mais dont la dentition est restée primitive : *Okapia*, Sivatheriinae. Chez *Giraffa*, au contraire, les dents de lait sont plus courtes, $DP^3$ et $DP^4$ sont nettement plus molariformes (lobes de $DP^3$ peu inégaux), la bifurcation du parastyle de $DP^3$ disparaît très rapidement avec l'usure, le parastyle de $DP^4$ se tient à la même hauteur que le reste de la muraille externe, le métaconide de $DP_3$ est fort, le croissant externe du premier lobe de $DP_4$ est simple.

### Squelette post-crânien

Des éléments du squelette ont été retrouvés dans les gisements du Ravin de la Pluie, de Vathylakkos et de Ditiko. Il existe entre les divers spécimens, provenant parfois des mêmes gisements (Vathylakkos, Ditiko), d'assez fortes différences de massivité, qui ne dépassent cependant pas celles qu'on peut observer entre les deux sexes de la Girafe actuelle.

Les ressemblances entre *Bohlinia* et *Giraffa* portent surtout sur l'allongement et les proportions des divers segments des membres, certains os étant morphologiquement extrêmement différents. On ne peut d'autre part déceler, malgré une différence d'âge appréciable entre le gisement du Ravin de la Pluie et ceux de Ditiko, aucune évolution dans le squelette de *Bohlinia*.

*Humérus* (Ravin de la Pluie, Ditiko 2 : pl. I, 2a) : La principale différence se situe à l'extrémité proximale : le trochiter, qui chez *Giraffa* est à peine plus haut que le trochin, le dépasse largement chez *Bohlinia*, et surplombe même légèrement la partie latérale de la gouttière bicipitale.

*Radio-ulna* (Ravin de la Pluie, Ditiko 2 ; pl. I, 4) : L'ulna est moins réduit que chez *Giraffa*. Les reliefs sont dans l'ensemble, comme sur l'humérus, moins marqués que dans ce genre ; la tubérosité bicipitale est ici très faible. A l'extrémité distale, les surfaces articulaires pour le scaphoïde et le semi-lunaire sont respectivement plus large et plus étroite, de sorte que la crête limitant ces deux surfaces a une direction plus oblique que dans la forme actuelle.

*Carpiens* : Un carpe complet a été recueilli à Ditiko 2, en connexion avec l'humérus, le radio-ulna et le métacarpe ; son attribution à *B. attica* n'est donc pas douteuse.

*Scaphoïde* : La surface distale se rétrécit fortement vers l'avant, alors qu'elle est rectangulaire chez *Giraffa*. La surface distale pour le semi-lunaire est plus grande, et la proximale moins bien séparée de celle pour le radius.

*Semi-lunaire* : L'os est plus étroit en vue antérieure, les surfaces articulaires pour le pyramidal plus étendues en avant, la limite entre les deux surfaces pour le radius et le scaphoïde mieux marquée que dans le genre actuel.

*Pyramidal* : La surface articulaire proximale est plus étroite que chez *Giraffa*. Le profil de la surface pour le pisiforme est régulièrement concave, et non sigmoïdal. La même différence se retrouve naturellement sur cet os.

*Capitato-trapézoïde* et *unciforme* ne semblent pas présenter de différences constantes.

*Métacarpe* (Vathylakkos 2) : La dimension antéro-postérieure (DAP) de la diaphyse est toujours supérieure à la dimension transversale (DT) chez *Bohlinia*, à l'inverse de ce qu'on observe chez *Giraffa*.

*Tibia* (Ditiko 1) : La surface articulaire distale, spécialement sa partie latérale, est beaucoup moins large que chez *Giraffa* et moins étendue vers l'avant. La surface articulaire pour la fibula est moins saillante latéralement.

*Fibula* (Ditiko 1 ; pl. II, 1) : La tubérosité médio-distale pour l'astragale est moins proéminente que chez *Giraffa*. La surface distale, pour le calcaneum, se décompose en deux parties, antérieure plane et postérieure concave, presque dans le prolongement l'une de l'autre chez *Giraffa*, mais formant un angle très net chez *Bohlinia*.

*Astragale* (Ditiko 1 ; pl. II, 1) : Cet os, extrêmement large et massif chez *Giraffa*, est beaucoup plus grêle chez *Bohlinia*. Chez *Giraffa*, la face latérale est fortement concave, le condyle distal interne nettement plus gros que l'externe, la face plantaire porte une profonde encoche pour le tenon interne du cubo-naviculaire. Chez *Bohlinia*, la face latérale est plane, les condyles sont de même taille, il n'existe pas d'encoche sur la face plantaire.

Les caractères principaux de l'astragale de *B. attica* se retrouvent sur d'autres spécimens de Salonique (fouilles ARAMBOURG), Pikermi, Maragha. La comparaison des astragales de *Bohlinia* et de *Giraffa*, aussi différents l'un de l'autre que peuvent l'être deux astragales de Giraffidés, rend à elle seule nécessaire, vu l'importance fonctionnelle de cet os, la distinction générique de ces deux formes.

*Calcaneum* (Ditiko 1 : pl. II, 1) : Le corps de l'os est relativement beaucoup plus long et grêle que chez *Giraffa*, et le sustentaculum moins développé. La disposition des surfaces articulaires, très variable chez la girafe actuelle, ne semble pas pouvoir fournir de critère distinctif constant.

*Cubo-naviculaire* (Vathylakkos 2, Ditiko 1) : On retrouve sur la face proximale la même différence que sur les condyles de l'astragale. Les surfaces métatarsiennes sont séparées par le sillon du tendon du muscle long péronier qui s'insère sur le cunéiforme interne, libre. Chez *G. camelopardalis*, tous les cunéiformes sont soudés, les surfaces métatarsiennes du cubo-naviculaire contiguës ; il n'existe jamais de sillon du m. long péronier.

*Métatarse* (Ditiko 1 ; pl. II, 3) : Les épiphyses sont plus petites par rapport à la diaphyse que dans le genre actuel ; le Mt III est aussi plus développé relativement au Mt IV.

*Phalanges* (Vathylakkos 2, Ditiko 1) : Pour une même longueur de métapode, les phalanges 1 et surtout 3 sont plus courtes que dans l'espèce actuelle, les phalanges 1 plus grêles, les phalanges 3 internes plus petites relativement aux externes.

Le *fémur*, bien que n'ayant pas été retrouvé en Macédoine, mérite d'être mentionné (lectotype, de Pikermi) ; il indique en effet, par son articulation proximale moins oblique, sa trochlée rotulienne moins dissymétrique et regardant plus distalement, une anatomie fonctionnelle différente de celle de *Giraffa* (peut-être de type moins « graviportal »).

Il existe donc, entre le squelette de *Bohlinia* et celui de *Giraffa*, de profondes différences qui n'apparaissent pas au seul examen de leurs mensurations. L'absence de toute comparaison morphologique a certainement été la principale raison du maintien injustifié de la forme « pontienne » dans le genre *Giraffa*.

Outre en Macédoine et à Pikermi, *B. attica* a été signalée à Küçükcekmece en Turquie d'Europe (MALIK et NAFIZ, 1933) et à Maragha en Iran (DE MECQUENEM, 1924-5). Sa présence dans ce dernier gisement a été mise en doute par BOSSCHA ERDBRINK (1976), mais les dimensions et la morphologie des pièces recueillies par DE MECQUENEM montrent que les déterminations avancées par celui-ci étaient correctes : les collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum de Paris renferment un tibia, un astragale et un métatarse qui appartiennent incontestablement à *B. attica*. La gangue et le type de fossilisation de ces pièces correspondent parfaitement à la description que donne BOSSCHA ERDBRINK (1976) de ceux des fossiles du gisement d'Aliabad, près de Maragha, d'âge vallésien selon cet auteur. On ne saurait donc exclure l'existence, à Maragha comme en Macédoine, de *B. attica* dès cette époque.

Si, comme on peut le supposer, *B. attica* est l'ancêtre de la girafe actuelle, les formes intermédiaires se rapprochaient sans doute de *G. gracilis* Arambourg, 1947, ou de *G. jumae* Leakey, 1965, du Plio-Pléistocène est-africain (HARRIS, 1976). L'humérus de *G. gracilis* est de type *camelopardalis*, mais le squelette est plus svelte que celui de l'espèce actuelle, et la section du métacarpe ainsi que les ossicônes ressemblent à ceux de la forme « pontienne ».

Dimensions dentaires (en mm)

| | *B. attica* (Ditiko 1) DP² | DP³ | DP⁴ | M¹ | *G. camelopardalis* * DP² | DP³ | DP⁴ | M¹ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Longueur | 18,5 | 23 | 24 | 27 | 18,5 | 24,5 | 26 | 30 |
| Largeur | 12 | 15 | 20 | 26,5 | 18 | 21 | 24 | 31 |

* Valeurs moyennes, d'après Singer et Boné (1960).

Dimensions des principaux os (en mm)

| | *Bohlinia attica* R.Pl. 105 | DIT 1 | DIT 9 | *G. camelopardalis* * ♀ | | ♂ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Humérus | | | | | | |
| L | 480? | 445 | 410 | 453 | | 536 |
| DT dist. | 116 | 124? | 90 | 121 | | 126 |
| Radio-ulna | | | | | | |
| L | 900? | 850 | 788 | 783 | | 943 |
| DT prox. | — | 120? | 96 | 120 | | 153 |
| DT dist. | 116? | 115? | — | 110 | | 123 |
| | VTK 79 | | VTK 80 | | | |
| Métacarpe | | | | | | |
| L | 693 | | 661 | 646 | | 743 |
| DT prox. | 88 | | 82 | 90 | | 105 |
| DT × DAP mil. | 50 × 56 | | 45 × 50 | 49 × 44 | et | 60 × 53** |
| | | DTK 183 | | | | |
| Tibia | | | | | | |
| DT prox. | | 140? | | 143 | | 162 |
| DT dist. | | 95 | | 102 | | 113 |
| DAP dist. | | 70 | | 66 | | 74 |
| Astragale | | | | | | |
| Hauteur int. | | 81 | | 82 | | 92 |
| DT dist. | | 59 | | 67 | | 77 |
| Calcaneum | | | | | | |
| L | | 188 | | 184 | et | 205** |
| Hauteur | | 80 | | 91 | et | 94** |
| Métatarse | | | | | | |
| L | | 658 | | 660 | | 755 |
| DT dist. | | 76 | | 80 | | 90 |

* Moyennes indiquées par Harris (1976).

** 2 exemplaires du Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum (valeurs non indiquées par Harris).

DIT : Ditiko 2 ; DTK : Ditiko 1 ; VTK : Vathylakkos 2 ; L : longueur ; DT : dimension transversale ; DAP : dimension antéro-postérieure ; ? : dimension approximative.

## Genre **DECENNATHERIUM** Crusafont, 1952

*Bohlinia* Crusafont, 1944, *in* Melendez, Villalta et Crusafont (nec *Bohlinia* Matthew, 1929).

### **Decennatherium** cf. **pachecoi** (Crusafont, 1944)

*D. pachecoi* est l'espèce-type du genre *Decennatherium*.

Gisement-type : Los Valles de Fuentidueña. Autres gisements : divers sites espagnols du Vallésien.

Diagnose : Crusafont, 1952 : 98.

Matériel de Macédoine : Deux dents inférieures du Ravin de la Pluie (Vallésien) : $P_3$ ? (n° 92) et $M_3$ (n° 88) (pl. II, 4-5).

Description

$P_3$ ? : Le parastylide et le paraconide, à peu près également développés, bien individualisés, se rejoignent par leurs parties linguales, formant ainsi une fosse antérieure. Le métaconide, assez fort, se détache de la branche postérieure du protoconide ; entièrement séparé sur toute sa hauteur du paraconide, il fusionne dans sa partie basale avec l'entoconide. Ce dernier, isolé vers l'apex, rejoint plus bas la branche antérieure de l'hypoconide dont la branche postérieure n'atteint la face linguale de la dent que vers la base. A ce niveau, l'hypoconide s'élargit fortement transversalement. Le fort développement du métaconide et la grande largeur basale de l'hypoconide inciteraient à considérer cette dent comme une $P_4$, mais la faible profondeur du sillon externe séparant ses deux lobes, la continuité entre le protoconide et l'hypoconide et l'absence de muraille interne complète rendent cette détermination improbable.

$M_3$ : C'est une dent basse, à parastylide peu développé et presque horizontal. Les tubercules linguaux sont très peu obliques par rapport à l'axe de la dent. Il existe un pilier entre l'entoconide et un troisième lobe très développé. Le bord antérieur de la branche montante de la mandibule est presque vertical.

Dimensions (en mm)

| | $P_3$? | | $M_3$ | |
|---|---|---|---|---|
| | Ravin de la pluie | Nombrevilla * | Ravin de la Pluie | Nombrevilla * |
| Longueur | 33 | 30 | 56 | 54,3 |
| Largeur | 23 | 18,4 | 29 | 26,2 |
| Hauteur | 21 | | 29 | |

* Moyennes des dimensions indiquées par Crusafont (1952 : 93).

Les caractères de ces dents ne permettent pas de les rattacher aux Giraffidés jusque-là connus en Europe orientale. Par leur taille, elles ne pourraient être comparées qu'à celles des genres *Samotherium* ou *Helladotherium*, dont elles se distinguent cependant au premier abord par leur brachyodontie marquée. L'aspect primitif de la $P_3$ ?, avec ses crêtes disposées transversalement, son lobe antéro-interne très développé, ainsi que, sur $M_3$, l'orientation des tubercules linguaux, la grande taille et la complexité du troisième lobe, diffèrent également de ce qu'on observe dans ces genres, mais se retrouvent habituellement dans le *Decennatherium* d'Espagne (Crusafont, 1952 : pl. XXIII, fig. 8-11 ; pl. XXIV, fig. 3 ; pl. XXVI, fig. 1-2 ; pl. XXVII, fig. 1-3).

C'est donc à ce genre que nous rattacherons ces deux dents, bien qu'on ne puisse évidemment être certain de leur appartenance à une même espèce (le contraire étant néanmoins peu vraisemblable), et que les déterminations de Giraffidés à partir de seuls restes dentaires soient très délicates.

La prémolaire présente avec celles de *D. pachecoi* quelques différences. S'il s'agit d'une $P_4$, elle se distingue de celles de tous les Giraffidés connus à partir du Miocène moyen par l'absence de muraille interne complète. Son métaconide est cependant plus développé que celui de la plupart des $P_3$ figurées par Crusafont (sauf peut-être le spécimen de sa pl. XXIII, fig. 11). Ceci correspond à un stade évolutif plus avancé, mais la $P_3$ des Giraffidés présente une grande variabilité intra-spécifique. Seul un matériel plus abondant permettrait de préciser les affinités de ces deux dents.

Jusqu'à une date récente, seule l'Espagne avait livré d'assez abondants restes de *Decennatherium*, mais un cf. *Decennatherium* a été signalé en 1975 par Sickenberg *et al.*, dans le Vallésien moyen de Turquie (Kayadibi). Il semble néanmoins préférable d'attendre détermination spécifique et description avant de conclure à la présence du Giraffidé espagnol dans cette région.

En 1976, Bosscha Erdbrink établit une nouvelle espèce, *D. crusafonti*, sur la base de quelques os des membres fragmentaires provenant du gisement d'Aliābād, près de Maragha en Iran. Cet auteur ne procède malheureusement à aucune comparaison avec les deux Giraffidés les plus communs dans ce gisement, *Palaeotragus coelophrys* et *Samotherium neumayri*, très semblables par leur squelette postcrânien. Les dimensions et la morphologie des pièces (et en particulier de l'astragale) décrites par Bosscha Erdbrink, ne permettent cependant pas de les distinguer des os homologues de ces deux espèces. En l'absence de pièces plus complètes et plus caractéristiques, il nous semble prématuré d'affirmer la présence de *Decennatherium* à Maragha, d'autant plus qu'aucune des nombreuses dents de ce gisement conservées au Muséum de Paris ne peut être rattachée à ce genre.

La découverte de *Decennatherium* au Ravin de la Pluie confirme l'âge vallésien de ce gisement, et comble partiellement une lacune géographique dans la répartition des grands Giraffinés qui semblaient jusqu'alors limités à deux zones très nettement séparées, l'Espagne (*Decennatherium*) et la Chine (*Honanotherium*).

## Conclusion

Si *Decennatherium* n'a été rencontré que dans le gisement le plus ancien, *Bohlinia* existe dans tous les sites importants, à l'exception de celui du Ravin des Zouaves qui a livré plusieurs spécimens d'*Helladotherium*, genre avec lequel *Bohlinia* coexiste à Pikermi.

La faune du Ravin des Zouaves différant peu de celle des gisements sensiblement contemporains de Vathylakkos, on peut supposer que l'absence de *Bohlinia* n'y est qu'apparente et due à l'insuffisance du matériel.

Les Giraffinae, qui apparaissent peut-être dès le niveau de Chinji des Siwaliks, avec « *Giraffa* » *priscilla* Matthew, semblent connaître leur maximum de diversification assez tardivement, au Turolien sinon au Pliocène, où débute en Afrique la spéciation chez *Giraffa*. Les gisements de Macédoine illustrent une phase importante de leur histoire, et il faut souhaiter que la poursuite de leur exploitation permettra de combler les lacunes qui subsistent dans notre connaissance de leur évolution.

Je remercie L. de Bonis (Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de l'Université P. et M. Curie) qui a bien voulu me confier l'étude des Giraffidés de Macédoine, J. Melentis, Directeur du Laboratoire de Géologie et Paléontologie de l'Université de Thessalonique, grâce à qui nous avons pu entreprendre ces fouilles, L. Ginsburg et E. Heintz, Institut de Paléontologie du Muséum, qui m'ont permis d'accéder aux collections dont ils ont la responsabilité.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Arambourg, C., 1947. — Mission scientifique de l'Omo. T. 1. Géologie, Anthropologie. Fasc. 3. Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo. Paris, éd. du Muséum. P. 231-562.

— 1959. Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. *Publs Serv. Carte géol. Algér.*, n. s. Paléont. Mém., **4** : 159 p.

Arambourg, C., et J. Piveteau, 1929. — Les Vertébrés du Pontien de Salonique. *Annls Paléont.*, **18** : 1-82.

Bohlin, B., 1926. — Die Familie Giraffidae. *Pal. Sin.*, ser. C, **4** (1) : 1-178.

Bonis, L. de, G. Bouvrain, B. Keraudren et J. Melentis, 1973. — Premiers résultats des fouilles récentes en Grèce septentrionale. *C.r. hebd. Scéanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **277** : 1431-1434.

Bonis, L. de, G. Bouvrain, D. Geraads et J. Melentis, 1974. — Première découverte d'un Primate hominoïde dans le Miocène supérieur de Macédoine (Grèce). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D., **278** : 3063-3066.

Bonis, L. de, et J. Melentis, 1977. — Un nouveau genre de Primate hominoïde dans le Vallésien (Miocène supérieur) de Macédoine. *C.r. hebd. Scéanc. Acad. Sci., Paris.*, sér. D, **284** : 1393-1396.

Bonis, L. de, G. Bouvrain, et J. Melentis, 1977. — Les gisements de Vertébrés de la basse vallée de l'Axios. *Sci. Annals*, Fac. Phys. Math. Univ. Thessaloniki, **17** : 203-209.

Bosscha Erdbrink, D. P., 1976. — A fossil Giraffine from the Marāgheh region in N. W. Iran. *Mitt. bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, **16** : 29-40.

Churcher, C. S., 1970. — Two new Upper Miocene Giraffids from Fort Ternan, Kenya, East Africa : *Palaeotragus primaevus* n. sp. and *Samotherium africanum* n. sp. *Fossil Vertebrates of Africa*, **2** : 1-105.

Crusafont Pairo, M., 1952. — Los Jiráfidos fósiles de España. *Mems Comun. Inst. geol., Barcelona*, **8** : 1-239.

Gaudry, A., 1862-7. — Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. Savy, Paris. I : 472 p. ; II : 75 pl.

Gaudry, A., et E. Lartet, 1856. — Résultats des recherches paléontologiques entreprises dans l'Attique sous les auspices de l'Académie. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **43** : 271-274.

Geraads, D. (*sous presse*). — Les *Palaeotraginae* (*Giraffidae, Mammalia*) du Miocène supérieur de la région de Thessalonique (Grèce). *Géol. Médit.*

Hamilton, W. R., 1973. — The lower Miocene Ruminants of Gebel Zelten, Libya. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Geol.), **21** (3) : 76-150.

— 1978. — Fossil giraffes from the Miocene of Africa and a revision of the phylogeny of the Giraffoidea. *Phil. Trans. R. Soc.*, **283** (996) : 165-229.

Harris, J., 1976. — Pleistocene Giraffidae (Mammalia, Artiodactyla) from East Rudolf, Kenya. *Fossil Vertebrates of Africa*, **4** : 283-332.

Leakey, L. S. B., 1965. — Olduvai Gorge, 1951-1961. 1 : Fauna and background. Cambridge. 118 p., 97 pl.

Malik, A., et H. Nafiz, 1933. — Vertébrés fossiles de Küçükcekmece. *Publ. Inst. Géol. Univ. Istanbul*, **8** : 1-119.

Matthew, W. D., 1929. — Critical observations upon Siwalik Mammals. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **56** (7) : 437-560.

Mecquenem, R. de, 1924-5. — Contribution à l'étude des fossiles de Maragha. *Annls Paléont.*, **13** : 135-160 ; **14** : 1-35.

Melendez, B., J. F. de Villalta Comella, et M. Crusafont Pairo, 1944. — Nuevo yacimiento pontiense en la provincia de Segovia. *Boln R. Soc. esp. Hist. nat.*, **42** : 621-625.

Sickenberg, O. *et al.*, 1975. — Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogene Stratigraphie. *Geol. Jb.*, B**15** : 1-167.

Singer, R., et E. L. Boné, 1960. — Modern Giraffes and the fossil Giraffids of Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, **45** : 375-548.

Wagner, A., 1861. — Nachtrage zur Kenntniss der fossilen Hufthier-Ueberreste von Pikermi. *Sber. bayer. Akad. Wiss.*, **2** : 78-82.

*Manuscrit déposé le 4 avril 1979.*

---

PLANCHE I

1. — *Bohlinia attica*, DP²-M¹ gauches, Ditiko 1, nº 186 : a, vue occlusale ; b, vue vestibulaire ; c, vue occlusale de la M¹. × 1.
2. — Humérus droit, vue antérieure : a, *B. attica*, Ditiko 2, nº 1 ; b, *Giraffa camelopardalis*. × 1/6.
3. — *B. attica*, métacarpe droit, Vathylakkos 2, nº 80. × 1/6.
4. — *B. attica*, radio-ulna : a, Ditiko 2, nº 9 ; b, Ditiko 2, nº 1. × 1/6.

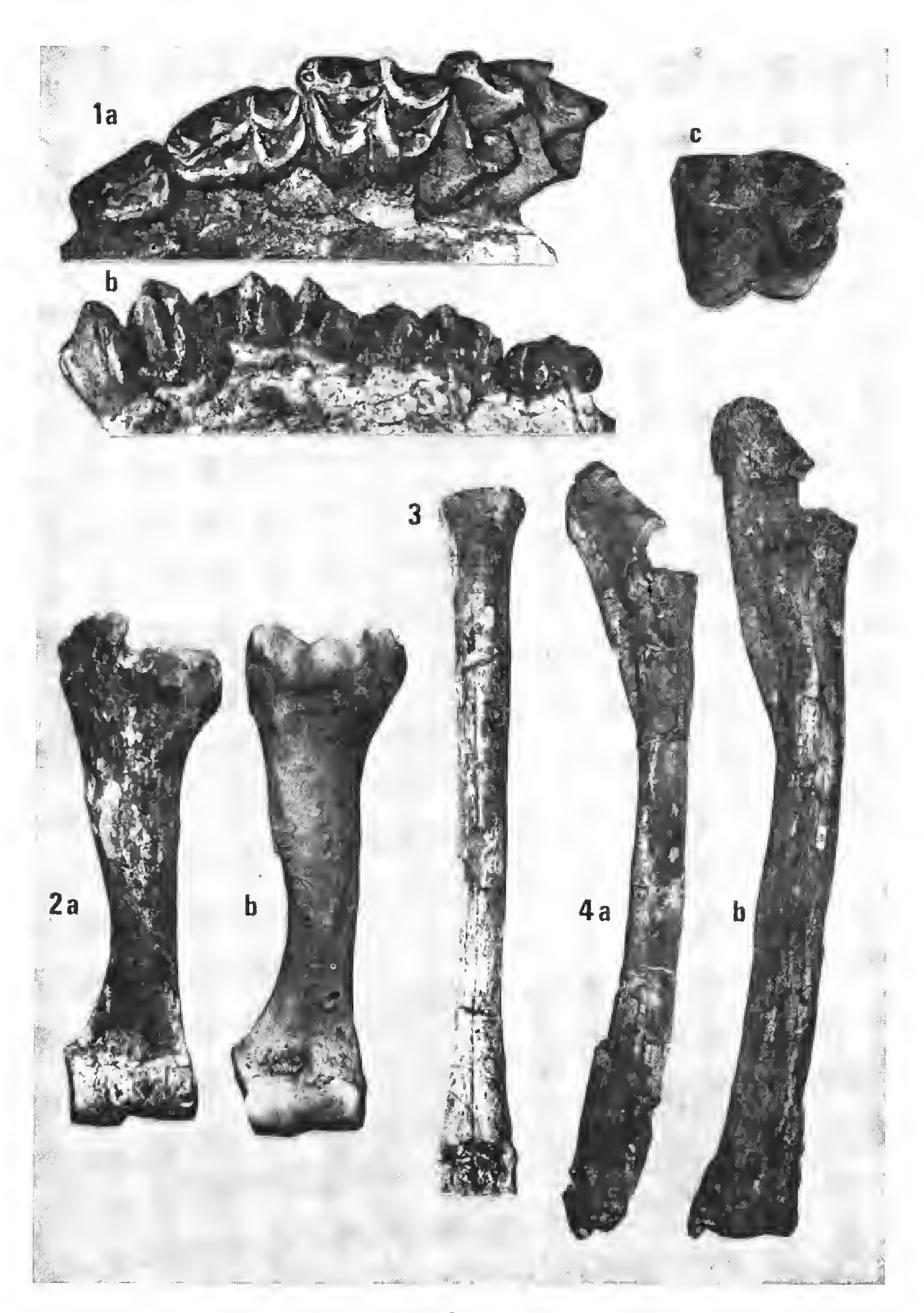



*PLANCHE I*

## PLANCHE II

1. — Tarse gauche. A gauche : *G. camelopardalis*, à droite : *B. attica*, Ditiko 1, n° 183. De haut en bas : fibula, vue distale, × 1/2 ; calcaneum, vue supérieure, 1/3 ; astragale, vue antérieure, × 1/3 ; astragale, vue postérieure, × 1/3.
2. — *B. attica*, tarse gauche, Ditiko 1, n° 183. 1/4 environ.
3. — *B. attica*, métatarse gauche, Ditiko 1, n° 183. 1/6.
4. — *Decennatherium* cf. *pachecoi*, $P_3$ (?) droite, vue occlusale, Ravin de la Pluie, n° 88. 1.
5. — *Decennatherium* cf. *pachecoi*, $M_3$ droite, Ravin de la Pluie, n° 92 : a, vue occlusale ; b, vue linguale. × 1.

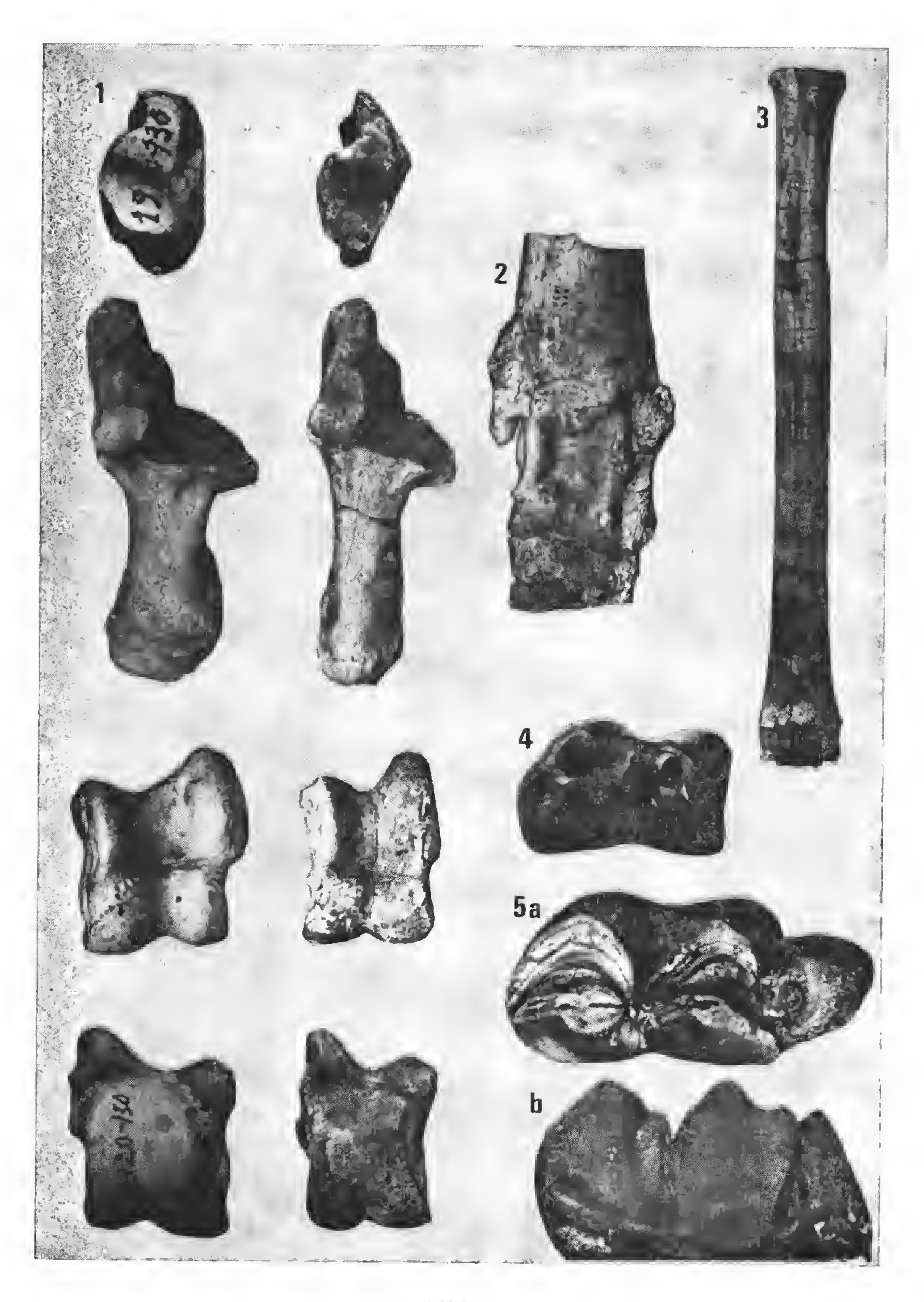



*PLANCHE II*

*Le Comité de Rédaction du* Bulletin du Muséum *remercie les spécialistes qui ont bien voulu prêter leur concours pour le choix et l'examen critique des manuscrits reçus au cours de l'année 1979.*

J. Blot, MNHN, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

G. Busson, MNHN, Laboratoire de Géologie, 43, rue Buffon, 75005 Paris,

J. Daget, MNHN, Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75005 Paris.

J.-C. Fischer, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

L. Ginsburg, MNHN, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon 75005 Paris.

D. Heller, MNHN, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

R. Hoffstetter, Laboratoire de Paléontologie, Université de Paris-VI, 4, place Jussieu, 75005 Paris.

J.-P. Lehman, MNHN, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

J.-C. Rage, Laboratoire de Paléontologie, Université de Paris VI, 4, place Jussieu, 75005 Paris.

*Achevé d'imprimer le 18 avril 1980.*

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 004 5

## Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

BAUCHOT, M.-L., J. DAGET, J.-C. HUREAU et Th. MONOD, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

TINBERGEN, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail.

---